

Über die postembryonale Entwicklung
des Zentralnervensystems (ZNS)
bei der Wanderheuschrecke
Locusta migratoria migratorioides
(R. u. F.) (Orthoptera – Acrididae)

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung der Doktorwürde

der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität zu München

Vorgelegt von
Afify Mahmoud Afify
aus Ashlim, Quwaisna, Mumufiyye, Ägypten

Dezember 1958



5349/60

1. Referent: Prof. Dr. W. JACOBS

2. Referent: Prof. Dr. H. AUTRUM

Tag der mündlichen Prüfung: 17. Dezember 1958

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 78. Abt. f. Anatomie. 1960

Begründet von J. W. SPENGEL

Herausgegeben von ERWIN STRESEMANN in Berlin, ALFRED KAESTNER in München,
MANFRED GERSCH in Jena und BERNHARD HASENSTEIN in Tübingen

VEB GUSTAV FISCHER VERLAG JENA

Satz und Druck: Druckerei „Magnus Poser“ Jena

Printed in Germany

Lizenznummer ZLN 5097

Nachdruck verboten
Übersetzungsrecht vorbehalten

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München)

Über die postembryonale Entwicklung des
Zentralnervensystems (ZNS) bei der Wanderheuschrecke
Locusta migratoria migratorioides
(R. u. F.) (Orthoptera – Acrididae)

Von

Afify Mahmoud Afify

Mit 30 Abbildungen im Text

Inhaltsverzeichnis

Einleitung und Problemstellung	2
Material und Methoden	2
Zur Anatomie des ZNS	3
A. Die Imago	3
1. Die Kopf- und Halsregion	3
2. Die Thorakalregion	7
3. Die Abdominalregion	8
4. Die Konnektive	11
B. Entwicklung des ZNS	12
1. ZNS der Prolarve	12
2. Wachstum des Gehirns	14
3. Wachstum des Unterschlundganglions	15
4. Entwicklung des Metathorakalganglions	16
5. Entwicklung der Flugmuskelnerven	18
6. Entwicklung der Genitalnerven	18
Zur Histologie des ZNS	19
A. Das Gehirn	19
1. Bau des Imaginalgehirns	19
2. Leitungsbahnen	24
3. Entwicklung	25
B. Die Ganglienkette	27
1. Bau der Einfachganglien	27
2. Bau der Komplexganglien	29



3. Bau der Bauchmarkkonnektive	30
4. Entwicklung	31
Diskussion	33
Zusammenfassung	35
Verzeichnis der Abkürzungen	36
Literatur	37

Einleitung und Problemstellung

Die Wanderheuschrecken sind für Länder, in denen das periodische Auftreten ihrer Schwärme die Landwirtschaft ernstlich gefährdet, sehr bedeutungsvoll. Obgleich die Lösung des Wanderheuschreckenproblems hauptsächlich physiologischer und ökologischer Untersuchungen bedarf, sind anatomische Studien doch eine notwendige Voraussetzung dafür. Genauere Einsicht in die Entwicklung des ZNS verspricht für die Sinnes- und Verhaltensphysiologie der Larven wesentliche Erkenntnisse. Als geeignetes Objekt wählte ich die leicht zu züchtende *Locusta migratoria migratorioides* (R. u. F.).

Wichtige Veröffentlichungen über die Anatomie und Histologie des ZNS bei verschiedenen Insektengruppen machten FLÖGEL (1878), BRANDT (1879), HALLER (1910), BÖTTGER (1910), HOLSTE (1910, 1923), BRETSCHNEIDER (1913—1915, 1924) KÜHNLE (1913), FORTUYN (1920), BRUN (1923, 1926), KORSCHOLT (1923), ZAWARZIN (1924), HANSTRÖM (1925, 1928, 1940), SNODGRASS (1935) und JAWLOWSKI (1948). Über Saltatoria liegen Arbeiten von UVAROV (1928, 1948), ALBRECHT (1953), JAWLOWSKI (1954) und HUBER (1955) vor. Während wir durch zahlreiche Arbeiten über das ZNS der Imagines gut unterrichtet sind, beschränkt sich unsere Kenntnis über das der Larven vor allem auf Untersuchungen an Coleopteren (BEIER 1928), Lepidopteren (HANSTRÖM 1925) und Dipteren (ESCHERICH 1902). Wertvolle Erfahrungen über die Entwicklung des ZNS bei *Locusta* stammen von ROONWAL (1937); der Autor beschäftigte sich aber nur mit den embryonalen Stadien. Obwohl *Locusta* zu den Hemimetabolen gehört, bedarf die Nervenversorgung der bei der Imago erst voll entwickelten Körperteile (Genitalien und Flügel) einer genaueren Untersuchung, ebenso die Entwicklung der Nerven der Sinnesorgane und der Verlauf der Leitungsbahnen in den postembryonalen Stadien.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. JACOBS, danke ich herzlich für die Stellung des Themas sowie für die Unterstützung während der Arbeit, ebenso Herrn HIRSCHBERGER für manchen guten Rat. Für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Zoologischen Institut der Universität München bin ich Herrn Prof. v. FRISCH, dem bisherigen Direktor des Institutes, herzlich verbunden.

Material und Methoden

Halten und Züchten der Tiere: Die für vorstehende Untersuchungen benützten Tiere erhielt ich vom Zoologischen Institut der Universität Tübingen und der Universität Hamburg während der Sommerhalbjahre 1956 und 1957. Sie lebten in einem hölzernen Käfig bei etwa 30° C und 70% relativer Feuchtigkeit. Nachts war das Licht im Käfig durch blaues Papier abgedunkelt. Zur Eiablage dienten tiefe, mit feuchtem Sand gefüllte Gläser. Als Futter bot ich soweit wie möglich frisches Gras; nur im Winter wurde es durch Heu ersetzt. Die mit Heu ernährten Tiere konnten weiterleben, waren aber unfähig zur Eiablage.

Die Eier entwickelten sich in einem abgedunkelten Thermostaten (etwa 35° C und 80% relative Feuchtigkeit). Nach dem Schlüpfen kamen einige Larven in den Zuchtkäfig; die übrigen blieben im Thermostaten für weitere Untersuchungen. Die Prolarven von *Locusta* häuten sich während des Schlüpfens oder einige Sekunden danach. Um das äußerst kurzlebige Prolarvenstadium zu gewinnen, war ich oft zu einem Kunstgriff genötigt. Bei den beschriebenen Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen schlüpfen die Prolarven nach etwa 14 Tagen aus den Eipaketen.

Kurz vor der erwarteten Schlüpfzeit kann man das Schlüpfen beschleunigen, wenn man ein wenig Wasser auf den Sand spritzt und das mit einem Deckel versehene Glas unmittelbar unter das Licht einer 100-Watt-Lampe stellt. Sobald das erste Tier aus dem Sand zu kriechen versucht, gräbt man einen Teil des Eipaketes vorsichtig aus und trennt mit feinen Glasnadeln die Eier voneinander. So können die Prolarven leicht schlüpfen; oft habe ich auch mit einer feinen Pinzette Geburtshilfe geleistet. Die noch in die embryonale Haut eingeschlossene Prolarve kam entweder in 50%igen Alkohol zum Präparieren oder in HELLYsche Flüssigkeit zum Fixieren.

Bei den genannten Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen dauern 1. und 2. Stadium zusammen etwa 10 Tage (3—5 Tage im 1. und 5—7 im 2.), das 3. und 4. Stadium jeweils etwa eine Woche, das 5. Stadium 7—12 Tage. Nach der Gestalt und der Größe der zukünftigen Subgenitalplatte beim Männchen sowie der Ovipositorvalven beim Weibchen läßt sich das Larvenstadium genau bestimmen (DIRSH 1950). Merkmale der Körperform und die Größe der Flügellappen sowie ihre Lagebeziehung zueinander kann man zu Hilfe nehmen.

Präpariertechnik: Im allgemeinen wurden nur vollentwickelte Larven präpariert, im 1. und 2. Stadium jedoch gesondert frischgeschlüpfte und fortgeschrittene Larven, um die in diesem Zeitraum schnell ablaufenden Änderungen zu verfolgen.

Die feinen Nerven kann man bei hungernden Tieren (einige Tage in Glasröhrchen isoliert) leichter finden. Das Fett, das Gehirn und Ganglien einschließt, ist dann auf ein Minimum reduziert. Die jungen Larven ließe ich jedoch nicht hungern, so daß die schnelle Entwicklung in diesen Stadien vom Hungern nicht beeinflußt war. Das in Chloroformdampf getötete Tier kommt in eine kleine Präparierschüssel, wird hier befestigt, dorsal geöffnet und nach dem Entfernen des Darmkanals und der Gonaden für 2—3 Stunden mit 70%igem Alkohol überdeckt. Hierdurch entsteht ein kleiner Farbkontrast zwischen Nerven, Tracheen und Muskelfasern. Das Ventraldiaphragma wird mit feinen Glasnadeln vorsichtig entfernt. Die hintersten Nerven legt man zuerst frei, dann verfolgt man die Ganglienketten vom hintersten Körperbereich nach vorn; in der Thorakalregion muß man die Furcalapodemen abschneiden. Zum Zeichnen in situ bediente ich mich eines Projektionsapparates, bei kleineren Formen eines Zeichenprismas.

Histologische Technik: Nach Präparieren der in Chloroformdampf narkotisierten Tiere unter 0,75%iger NaCl-Lösung kamen die isolierten Teile des ZNS in eine frischzubereitete 10%ige Formol-Lösung (BLUM-SJÖBRING); Fixierungsdauer je nach Größe 15—24 Stunden. Nach Auswaschen, Entwässern und Entfernen des Alkohols wurden die Stücke in Paraffin (Schmelzpunkt 58° C) eingebettet. Von den jüngeren Formen fixierte ich ganze Tiere oder Stücke in HELLYscher Flüssigkeit (Fixierungsdauer 2—5 Stunden). Einige Einschnitte sowie Entfernen der Mandibeln und Körperanhänge erleichtern das Eindringen der Fixierungsflüssigkeit. Das Einbettungsparaffin wurde auf einer kleinen Flamme gekocht, bis eine rotbraune Farbe auftrat, dann bis zum Schmelzpunkt abgekühlt und vor dem Einbetten filtriert. Die so eingebetteten Tiere ließen sich leichter schneiden. Von isolierten Teilen der ZNS und von ganzen Tieren machte ich Transversal-, Sagittal-, Tangential- und Horizontalschnitte (Dicke 7—12 μ). Zum Färben benutzte ich das ZEKISCHE Hämatoxylin bei den isolierten Teilen und das MAYERSCHE Hämatoxylin + Eosin bei den ganzen Tieren. Die Zeichnungen nach den histologischen Präparaten fertigte ich mit Hilfe eines Zeichenprismas an.

Zur Anatomie des ZNS

A. Die Imago

Die Untersuchung des ZNS des erwachsenen Insektes ist eine notwendige Voraussetzung für das Studium seiner postembryonalen Entwicklung. Die Angaben einiger Autoren über das ZNS der Saltatoria (z. B. UVAROV 1928, SNODGRASS 1935, ALBRECHT 1953 und HUBER 1955), insbesondere die von UVAROV und ALBRECHT über *Locusta migratoria* waren eine wertvolle Basis, die ich in einigen Punkten auszubauen suchte.

1. Die Kopf- und Halsregion

Das Gehirn. Durchschnittslänge (von der Basis des lateralen Ocellarnerven bis zum Beginn des entsprechenden Schlundkonnektives) 2,0 mm beim Männchen und 2,3 mm beim Weibchen, Durchschnittsbreite (zwischen Basis der beiden moto-

rischen Antennennerven): 1,6 mm beim Männchen und 1,9 mm beim Weibchen; Dicke: veränderlich zwischen 0,9 und 1,2 mm bei beiden Geschlechtern.

Das Gehirn von *Locusta* liegt, von hinten durch das Tentorium gestützt, in der mittleren Region des Kopfes gerade unter dem Vertex und dem Epicranium; es ist leicht nach rückwärts geneigt. Der obere Teil ist beinahe vollständig von den Kopfluftsäcken verhüllt.

Der größere, am weitesten dorsal liegende Teil des Gehirns ist das Protocerebrum (PCb, Abb. 1); die beiden Protocerebrallappen (PCbL) sind durch eine oberflächliche Furche deutlich getrennt. Wie bei manchen Vertretern anderer Insektenordnungen (z. B. *Dytiscus*, KORSCHOLT 1923, *Apis* und *Musca*, HANSTRÖM 1928), sitzt der Lobus opticus bei *Locusta* (LOpt, Abb. 2) dem Protocerebrum mit einem kurzen Stiel an dessen Hinterseite auf, während bei *Periplaneta* dieser Stiel fehlt (BRETSCHNEIDER 1914, FORTUYN 1920). Das wesentlich kleinere Deutocerebrum (DCb) besteht aus 2 symmetrischen Hälften. Recht deutlich sind die Antennenlappen, die als 2 Anschwellungen des unteren Teils des Deutocerebrums am besten bei Seitenansicht zu erkennen sind. Das Tritocerebrum (TCb) wird durch eine tiefe Kluft in 2 konisch verlängerte Hälften getrennt. Der distale Teil des Tritocerebrums läuft jederseits allmählich spitz zu und geht schließlich in die Schlundkonnektive auf jeder Seite des Ösophagus über. Von der hinteren Fläche des Tritocerebrums entspringen jederseits 2 dünne Konnektive (KnCa 1 u. 2, Abb. 2), die es mit den zum stomatogastrischen Nervensystem gehörenden Corpora cardiaca verbinden.

Das Unterschlundganglion. Länge (durch die mittlere Längsachse): 1,4—1,6 mm; Breite (durch die mittlere ventrale Querachse): 0,45—0,55 mm; Dicke (durch die mittlere Vertikalachse): 0,15—0,20 mm.

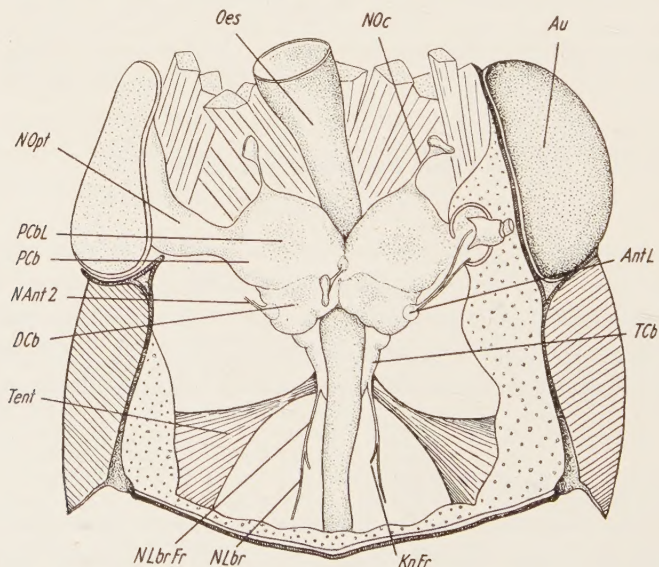


Abb. 1. Imago; Gehirn, Frontalansicht (auf der linken Seite Cornea und Antennenbasis entfernt).

Das Unterschlundganglion (GSOe, Abb. 3) liegt über dem Mentum und unter dem Tentorium in einer Schräglage; es ist mehr oder minder oval und hat eine flache obere und eine konvexe untere Oberfläche. Außer den abgehenden Nerven sind keine Anzeichen zu erkennen, welche die ursprüngliche Dreiteiligkeit des Unterschlundganglions anzeigen.

Die Nervenversorgung des Kopfes. Die Sehorgane (Komplexaugen und Ocellen) werden vom Protocerebrum, die Antennen vom Deutocerebrum innerviert. Die Sehnerven entspringen unmittelbar von den hinteren Oberflächen der Protocerebrallappen. Gleich nach seinem Ursprung wendet sich der Nervus opticus (NOpt, Abb. 2) auswärts und aufwärts; in seinem Verlauf verdickt er sich beträchtlich zum Lobus opticus (LOpt). Jederseits kommt von der Spitze des Protocerebrallappens ein Ocellarnerv (Ocellarstiel) als dünner Ast (NOc, Abb. 1 und 2), der sich unter dem lateralen Ocellus kegelförmig verdickt. Der mittlere Ocellarnerv entspringt zwischen den Protocerebrallappen an deren Basis und zieht vorwärts und aufwärts zum Medianocellus.

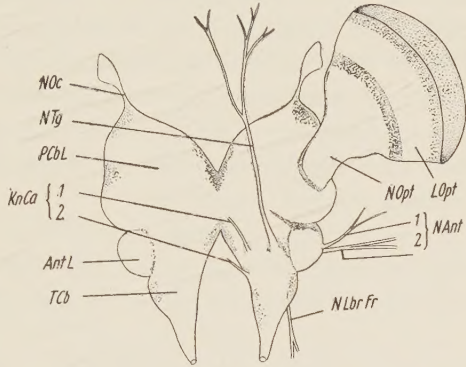


Abb. 2. Imago; Gehirn, Hinteransicht (auf der linken Seite Nerven nicht eingezeichnet).

Jede Antenne wird von einem Nervenpaar versorgt, die vom deutocerebralen Antennenlappen kommen. Die beiden Nerven werden in der Reihenfolge ihres ersten Auftretens mit NAnt 1 und NAnt 2 bezeichnet. Der dickere sensible Antennennerv (NAnt 2, Abb. 2) entspringt an der Vorderseite des Antennenlappens (AntL) und spaltet sich nahe seinem Ursprung in 2 Äste, welche in die Antenne eindringen, um die zahlreichen Sinnesorgane zu versorgen. Der wesentlich feinere motorische Antennennerv (NAnt 1, Abb. 2) stammt von der Hinterseite und gibt einen Ast an Heber und Senker der Antenne und einen weiteren an Flexor und Extensor der Antennenkeule ab.

Das Integument der Kopfkapsel wird auf jeder Seite von einer fächerförmigen Gruppe von feinen Nervenendungen versorgt, Verzweigungen des von der hinteren Oberfläche jeder Hälfte des Tritocerebrums entspringenden Dorsotegumentalnerven (Nervus tegumentarius). Der Dorsotegumentalnerve (NTg, Abb. 2) spaltet sich jederseits unter dem Kopfluftsack in die feineren Nerven auf, welche die verschiedenen Regionen des Kopfigumentes versorgen.

Labrum und Epipharynx werden vom Tritocerebrum innerviert. Nahe der Basis des Tritocerebrums entspringt an dessen Vorderseite beiderseits der zum stomatogastrischen Nervensystem gehörende Labrofrontalnerve (NLbrFr, Abb. 1, 2). Dieser Nerv spaltet sich bald in 2 Äste auf; der äußere Labralnerve (NLbr) verläuft unter dem Clypeus und versorgt Labrum und Epipharynx, der innere Frontalnerve oder Frontal-

jederseits ihren Ursprung nehmen. Die Speicheldrüsenerven (NSp, Abb. 3) sind ziemlich lang, durchziehen auf beiden Seiten die Halsregion bis ziemlich weit in den Prothorax und verlaufen entlang der Wand des Ösophagus parallel zum Hauptspeicheldrüsenang. An jeder Seite des Kropfes spaltet sich der Speicheldrüsenerv in 2 feinere Äste auf, die mehrere Nebenzweige in das Drüsengewebe abgeben. Der Hauptspeicheldrüsenerv versorgt weiterhin die Wand des Speichelbehälters.

2. Die Thorakalregion

Die Thorakalganglien. Die Pro- und Mesothorakalganglien liegen am Boden der betreffenden Thorakalsegmente über den Furcasterniten; das Prothorakalganglion ist durch Eindellung des Sternits etwas angehoben. Die Furcalfortsätze (FU 1, FU 2, Abb. 4) bzw. die Spina stützen auf jeder Seite bzw. von hinten die beiden Ganglien und halten sie in ihrer Lage. Die beiden Ganglien sind beinahe gleich groß und ähnlich in Gestalt (mehr oder minder sechseckig). Das endgültige Metathorakalganglion liegt über dem Basisternit ziemlich weit vor dem Furcasternit; im Metathorax fehlt die Spina. Dieses Ganglion ist von komplexer Struktur; es wird durch die Verschmelzung des letzten Thorakalganglions mit den ersten 3 Abdominalganglien gebildet (S. 16).

Jedes Thorakalganglion innerviert sein Segment und hat Anteil an der Versorgung des folgenden; außerdem beteiligt sich das Prothorakalganglion an der Innervation des Halses. Das Metathorakalganglion versorgt sein eigenes Segment und ebenso die ersten 3 Abdominalsegmente.

Die Nervenversorgung. Von der cranialen seitlichen Grenze jedes Thorakalganglions entspringt auf jeder Seite ein dicker starker Nerv, der Hauptmuskelnerv oder Stammnerv (NCutMu 1—3, Abb. 4). Er geht unter der Furca hindurch, wo er sich in 2 Hauptäste gabelt: in einen vorderen Haut- und einen hinteren Muskelnerv. Der Hautnerv (NCut) gibt einen Seitenzweig zur entsprechenden Hälfte des Sternums und erstreckt sich dann weiter gegen die Kante der Praecoxa; dort spaltet er sich in 2 Äste auf: einen ventralen, welcher die Pleura und einen dorsalen, welcher die entsprechende Seite des Notums versorgt. Der Muskelnerv (NMu) kreuzt die Furcalapophyse und teilt sich dann in 2 Äste; der eine innerviert den starken Dorsallängsmuskel (1. indirekter Flugmuskel), der andere die Tergosternalmuskeln (inkl. den 2. indirekten Flugmuskel). Die Innervation der Ventrallängsmuskeln habe ich präparatorisch nicht verfolgt.

Es sind 5 Paare von Beinnerven vorhanden: je eines für Vorder- bzw. Mittelbeine und 3 Paare für die Springbeine. Die Nerven der Vorder- und Mittelbeine (NB 1 u.

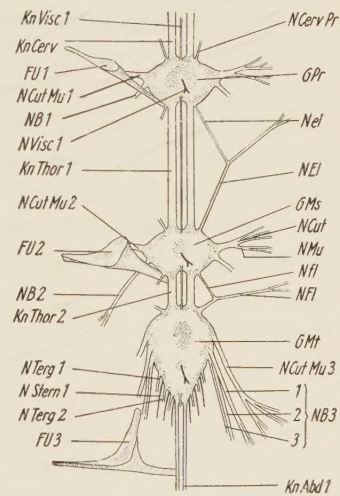


Abb. 4. Imago; Thorakalabschnitt der Ganglienkeite.

2, Abb. 4) verlassen das entsprechende Thorakalganglion dicht hinter den Hautmuskelnerven; sie verlaufen quer unter den Furcalapophysen und innervieren die Basicoxa, wo die pleuralen Beinmuskeln inserieren. Der Vorderbeinnerv (NB 1) ist unverzweigt, während der Mittelbeinnerv (NB 2) vor der Basis der Coxa einen dünnen Zweig abgibt, welcher um den Rand des 1. Thorakalstigmas herumläuft. Die 3 Springbeinnerven entspringen sehr nahe beieinander. Der vorderste (NB 3, 1) innerviert die Basicoxa und versorgt auch das 2. Thorakalstigma in ähnlicher Weise wie der betreffende Nerv des Mittelbeins. Die übrigen 2 Nerven verlaufen parallel zueinander durch den Metathorax; der vordere der beiden (NB 3, 2) versorgt die Muskulatur der inneren Fläche des Femur, während die hintere (NB 3, 3) durch das Femur entlang seiner Ventralseite verläuft. Von diesem Nerven wird das BRUNNERSche Organ versorgt, das ventral am Hinterschenkel nicht weit von dessen Basis liegt. Nach UVAROV und SLIFER (1938) ist das BRUNNERSche Organ verantwortlich für das Anziehen der Tibia an das Femur zur Ruhelage, in der es von der Tibia berührt wird.

Alle 3 Thorakalganglien beteiligen sich an der Innervation der Flugmuskeln bzw. Flügel. Jeder Nerv wird durch die Vereinigung eines vom Ganglion des Flügelsegmentes kommenden Hauptnerven mit einem feineren Nebennerven gebildet, der vom Ganglion des vorgehenden Segmentes stammt. Der vordere Nerv (NEI, Abb. 4) entspringt vom Mesothorakalganglion sehr nahe der Basis des mesothorakalen Vorderkonnektives (KnThor 1) und verläuft gerade vorwärts und aufwärts. Auf halbem Wege vereinigt er sich mit dem Nebennerven (Nel), der von der hinteren Seite des Prothorakalganglions kommt; er erstreckt sich weiter in Richtung der Elytrenbasis. Der hintere Nerv (NFI) ist beträchtlich kürzer als der vordere; er wird in gleicher Weise durch die Vereinigung eines vom Metathorakalganglion kommenden Hauptnerven mit einem dünneren mesothorakalen Nerven (Nfl) gebildet. Jeder Flugmuskeln- bzw. Flügelnerf teilt sich über den entsprechenden Pleuralapodemen in 2 Äste; der vordere innerviert die reinen Direktflugmuskeln (1. und 5. Pleuralmuskeln), während der hintere sich in Richtung der entsprechenden Flügelbasis erstreckt. Es war mir schwer zu bestimmen, durch welche Nebenzweige von Bein- und Flugmuskelnerven die Beinflugmuskeln (2. und 3. Pleuralmuskeln) versorgt werden.

3. Die Abdominalregion

Die Abdominalganglien. Nach ROONWAL (1937) besitzt der Embryo von *Locusta* 11 Abdominalganglien, welche in den entsprechenden Abdominalsegmenten liegen. Kurz vor dem Schlüpfen aus dem Ei rücken die ersten 3 Ganglien nach vorne und vereinigen sich mit dem Metathorakalganglion; in gleicher Weise verschmelzen die letzten 4 Ganglien miteinander. Es bleiben also nur 5 freie Abdominalganglien nach dem Schlüpfen.

In der Imago liegt das vorderste Ganglion (GAbd 4, Abb. 5) in der Mitte des 2. Abdominalsternums; es entspricht dem 4. Abdominalganglion des Embryo. Das nächste (5. embryonale) Ganglion (GAbd 5) liegt bei der Imago im 4. Abdominalsegment. Die folgenden 2 Ganglien liegen im vordersten Teil des 6. bzw. 7. Segmentes

und entsprechen in ihrer Lage der embryonalen Anordnung. Das letzte größte Abdominalganglion (GAbd 8, Abb. 6 u. 7) liegt in der Mitte des 8. Segmentes; es entspricht den verschmolzenen embryonalen Ganglien 8—11.

Die Nervenversorgung. Die Abdominalganglien versorgen die entsprechenden Segmente nach der embryonalen Anordnung mit dorsalen (tergalen) und ventralen (sternalen) Nerven. Die ersten 3 Abdominalsegmente werden also vom komplexen Metathorakalganglion innerviert; das 4. Segment vom 1. freien und das 5. Segment vom 2. freien Abdominalganglion usw. Die Segmente 8—11 werden gemeinsam vom komplexen letzten Abdominalganglion versorgt.

Es sind 9 Paare von Tergalnerven vorhanden für die aufeinanderfolgenden Abdominalterga und -pleura. Obgleich bei *Locusta* die Pleuren am Abdomen mit den Sterna verschmolzen sind, werden sie doch von den Tergalnerven versorgt. Das unterstützt die Ansicht, daß die Pleuren bei Orthopteren von den Terga abgetrennt wurden. Die Tergalnerven (NTerg 1—3, Abb. 4, 5) entspringen sehr nahe beisammen von dem hinteren Teil des Metathorakalganglions. Jeder dieser Nerven läuft rückwärts und versorgt den Pleuralteil des Sternums und erstreckt sich dann aufwärts, um die entsprechende Seite des Tergums und die Stigmenöffnung zu innervieren. Die 4. bis 8. Tergalnerven verlassen entsprechend die freien Ganglien und innervieren die entsprechenden Segmente in ähnlicher Weise wie NTerg 1—3. Der letzte (9.) Tergalnerv

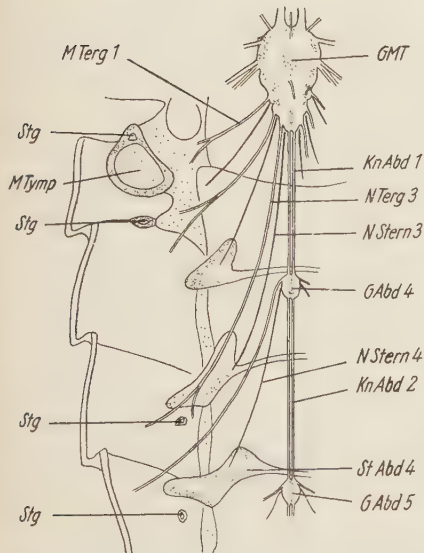


Abb. 5. Imago; Innervation der Abdominalsegmente 1—4.

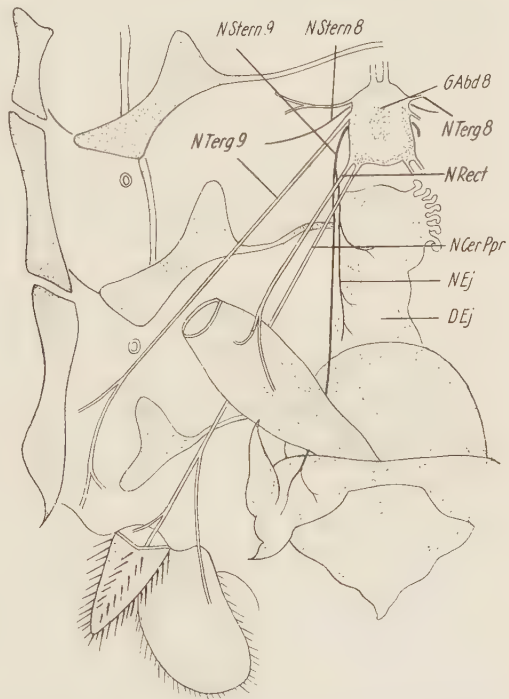


Abb. 6. Imago; Männchen, Innervation des hintersten Körperbereiches.

(NTerg 9, Abb. 6 u. 7) ist ziemlich dick; er verläßt das komplexe Abdominalganglion hinter dem NTerg 8 und gabelt sich in 3 Zweige, welche die entsprechende Seite der 9.—11. Terga versorgen.

Die Sternalnerven (NStern 1—4, Abb. 4, 5) entspringen jeweils von der ventralen Fläche des Metathorakalganglions bzw. der entsprechenden Abdominalganglien.

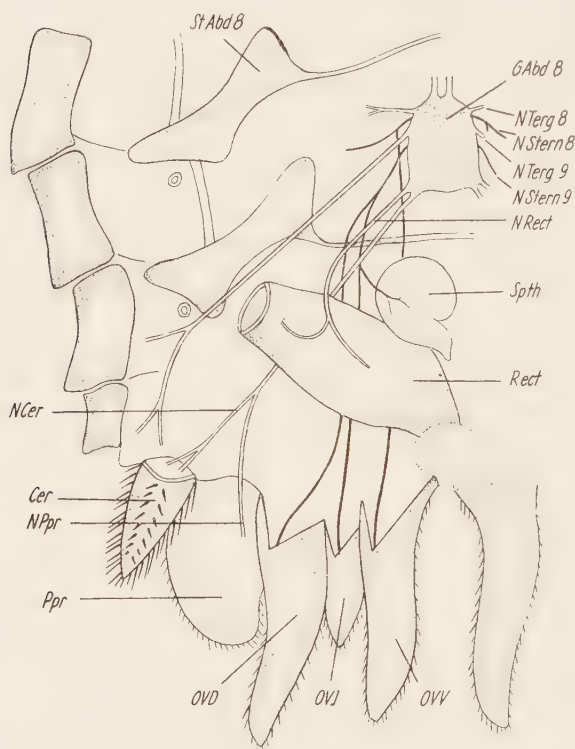


Abb. 7. Imago; Weibchen, Innervation des hintersten Körperbereiches.

Sie sind dünner als die Tergalnerven und sind mit Ausnahme von NStern 9 beim Männchen (Abb. 6) und von NStern 8 und 9 beim Weibchen (Abb. 7) einfach; letztere sind zur Innervation der Genitalien bei beiden Geschlechtern verändert.

Das auf dem 1. Abdominalganglion jeder Seite liegende Tympanalorgan wird von dem Tympanalnerv versorgt, einem hinteren Ast vom 1. Tergalnerv (NTerg 1, Abb. 5). Der Tympanalnerv gibt einen feinen Nebenzweig ab, welcher unter der Tympanalmembran herumläuft.

Die Genitalien beider Geschlechter werden gänzlich von Sternalnerven versorgt, beim Männchen vom NStern 9, beim Weibchen auch vom NStern 8. Der Genitalnerv des Männchens (NStern 9, Abb. 6) gibt einen inneren Ast ab (NEj), welcher

der Lateralwand des Ductus ejaculatorius (DEj) anliegt; dann erstreckt sich der Hauptnerv weiter zur Subgenitalplatte und zum Aedeagus. Beim Weibchen spaltet sich der NStern 9 (Abb. 7) in 2 Äste auf; sie versorgen die zum 9. Sternit gehörende Dorsalvalve des Ovipositors (OVD) und die kleine innere Ovipositorvalve (OVI), ebenfalls ein Anhang des 9. Sternits. Der innere Ast von NStern 9 innerviert auch die entsprechende Seite der Spermatheca (Sph). Das verbleibende Paar von Ovipositorvalven (Ventrovalven, OVV) wird von einem inneren Ast des NStern 8 jeder Seite versorgt. Die Rectalnerven (NRect, Abb. 7) verlassen das letzte Abdominalganglion an dessen Hinterseite und verzweigen sich an der ventralen Wand des Rectums (Rect). Die Cerci und Paraprocte werden gemeinsam von einem Paar ziemlich langer und dicker Nerven versorgt, die dicht hinter den Rectalnerven entspringen und sich bis zum hintersten Körperbereich erstrecken (Abb. 6, 7). Dort spaltet sich jeder

dieser Nerven (NCerPpr) in 2 Äste auf (NCer und NPpr). NCer gibt einen Seitenzweig an die Cereusbasis ab und zieht dann ins Innere des Cercus; der untere (NPpr) versorgt die innere Fläche des entsprechenden Paraprocts.

4. Die Konnektive

Die Ganglien des ZNS (inkl. das cerebrale) sind miteinander und mit dem stomatogastrischen Nervensystem durch 2 Arten von Konnektiven verbunden: die Bauchmarkkonnektive (inkl. die Schlundkonnektive) und die stomatogastrischen Konnektive.

Die Bauchmark-Konnektive. Die schlanken, ziemlich langen Schlundkonnektive (KnSchl, Abb. 8) kreuzen das Tentorium und biegen sich an dessen Vorderseite an beiden Seiten des Ösophagus abwärts. Sie sind durch 2 feine Postösophagealkommissuren (Abb. 8), eine vordere längere (KmPOes 1) und eine hintere kürzere (KmPOes 2) miteinander verbunden. Diese bilden eine Doppelbrücke; über ihnen verläuft der Ösophagus durch das Occipitalforamen in die Halsregion.

Vom hintersten Bereich des Unterschlundganglions entspringt ein Paar ziemlich langer Konnektive, die Cervicalkonnektive (KnCerv, Abb. 3); sie verlaufen durch das Hinterhauptloch, durchziehen die Halsregion vom Unterschlundganglion zum Prothorakalganglion; Pro- und Meso- bzw. Meso- und Metathorakalganglion sind durch die Konnektive KnThor 1 bzw. 2 (Abb. 4) verbunden; KnThor 2 ist viel kürzer als das vordere. In der Abdominalregion sind 5 Paare dünner, dicht nebeneinander liegender Konnektive vorhanden, die den 4.—8. Abdominalkonnektiven des Embryos entsprechen. Nach ROONWAL (1937) verkürzen sich die vorderen 3 embryonalen Abdominalkonnektive und verschwinden vor dem Schlüpfen aus dem Ei. Wir werden jedoch sehen, daß Rudimente von diesen Konnektiven noch nach dem Schlüpfen vorhanden sind (S. 32). Die ersten 2 Paare von Abdominalkonnektiven der Imago (KnAbd 1 u. 2, Abb. 5), die den 4. und 5. embryonalen Konnektiven entsprechen, sind viel länger als die übrigen. Das verdanken sie der in der embryonalen Entwicklung stattfindenden Verschiebung der vorderen Abdominalganglien aus ihren eigenen Segmenten nach vorne (ROONWAL 1937). Die folgenden 3 Paare von Konnektiven (6.—8. embryonalen) liegen wie die zugehörigen Ganglien normal. Die übrigen Abdominalkonnektive sind durch das Verschmelzen der letzten 4 Ganglien des Embryos schon vor dem Schlüpfen aus dem Ei völlig verschwunden.

Die medianen Visceralkonnektive (KnVisc, Abb. 4) verlaufen zwischen den paarigen Bauchmarkkonnektiven und verbinden ebenfalls das Unterschlundganglion mit den Thorakal- und Abdominalganglien. Die Visceralnerven (NVisc 1—3) kommen nur in der Thorakalregion vor und entspringen jeweils von der dorsalen Oberfläche jedes Thorakalganglions. Diese Nerven konnte ich aber präparatorisch nicht verfolgen.

Die stomatogastrischen Konnektive. Das Gehirn wird mit dem stomatogastrischen Nervensystem durch die Frontalkonnektive von vorne und die Cardiacalkonnektive von hinten verbunden, die vom Tritocerebrum entspringen.

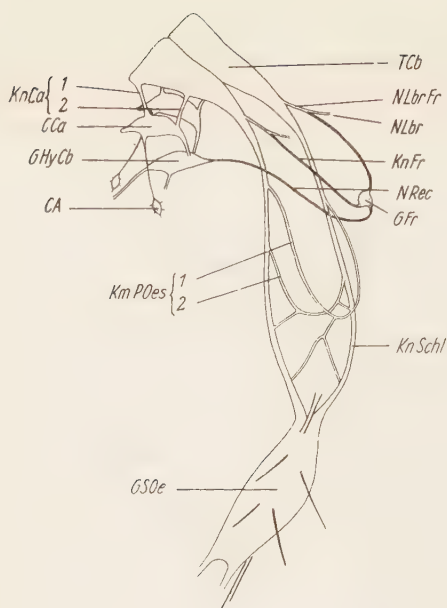


Abb. 8. Imago; sympathischer Nervenapparat des Kopfes; Seitenansicht.

Die Frontalkonnektive beider Seiten (KnFr, Abb. 8) vereinigen sich miteinander im unpaarigen Frontalganglion (GFr); von seiner caudalen Grenze entspringt der mediane Nervus recurrens (NRec) und zieht an der dorsalen Wand des Ösophagus nach rückwärts. Dieser Nerv bringt das Frontalganglion mit dem ebenfalls unpaarigen Pharyngealkörper oder Hypocerebralganglion (GHyCb) in Verbindung. Zwei Paare von kürzeren, von der Hinterseite des Tritocerebrums entspringenden Cardiacal-Konnektiven (KnCa 1 u. 2, Abb. 2, 8) verbinden dieses mit den paarigen Corpora cardiaca oder Ösophagealganglien (CCa). Von den Corpora cardiaca ziehen feine Konnektive jederseits zu den beiden kleinen Corpora allata (CA), die der oberen Wand des Ösophagus anliegen.

B. Entwicklung des ZNS

1. ZNS der Prolarve

Das Gehirn der frischgeschlüpften Prolarve ist im Kopf vertikal orientiert; die 3 Gehirnteile sind gut unterscheidbar. Die Protocerebrallappen (PCbL, Abb. 9) sind aneinandergepreßt; sie verbergen die kurzen Sehnerven völlig. Die Sehlappen und die Ocellarnerven sind gut ausgebildet. Das Deutocerebrum (DCb) ist verhältnismäßig breit und die kleinen Antennenlappen tragen je nur einen Nerv (NAnt 1, Abb. 9b). Es war nicht möglich, diesen Nerv weiter als bis zur Basis der Antenne zu verfolgen;

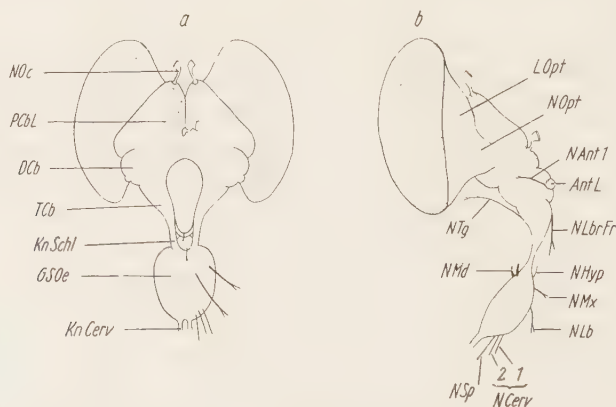


Abb. 9. Prolarve; Gehirn und Unterschlundganglion, a) Frontalansicht, b) Seitenansicht.

aber seine Lage an der Hinterseite des Antennenlappens und sein histologischer Bau zeigen, daß er dem motorischen Antennenerven der Imago entspricht. Den 2. (sensorischen) Antennenerv konnte ich erst im 2. Stadium verfolgen (Tabelle 3, S. 18). Das Tritocerebrum (TCb) trägt bereits die Labrofrontalnerven (NLbrFr) und die Dorsotegumentalnerven (NTg). Die Schlundkonnektive (KnSchl) sind ziemlich kurz und miteinander durch die Postösophagealkommissuren verbunden. — Länge des Gehirns: 0,6—0,8 mm; Breite: 0,45—0,55 mm.

Das Unterschlundganglion (GSOe, Abb. 9) ist etwa faßartig gestaltet und verhältnismäßig dick. Die Nerven der Mundwerkzeuge sind gut entwickelt (Abb. 9b) und entspringen vom Unterschlundganglion wie bei der Imago. Es sind nur 2 Paare von Cervicalnerven vorhanden (NCerv 1 u. 2, Abb. 9b). Das 3. Paar Cervicalnerven tritt erst im fortgeschrittenen 1. Stadium auf (Tabelle 3, S. 18). — Länge des Unterschlundganglions: 0,3—0,4 mm, Breite: 0,25—0,35 mm.

Das Bauchmark der Prolarve besteht aus den embryonalen Thorakal- (3 Paare) und Abdominalganglien (11 Paare; die letzten 4 verschmolzen). Die ersten 3 Abdominalganglien liegen jedoch im Metathorax. Die paarige Natur der Ganglien ist in der Thorakalregion noch deutlich; dort sind 6 Ganglienpaare vorhanden (3 thorakale, 3 abdominale). Vom hintersten Bereich des metathorakalen Ganglienpaares (GMt, Abb. 10) zieht ein Paar dicker Konnektive (Knx) nach hinten. Dieses Konnektivpaar entspricht wahrscheinlich den verkürzten embryonalen Abdominalkonnektiven 1—3; ihm liegen die 3 abdominalen Ganglienpaare (GAbd 1—3) an. Die Ganglien jedes dieser Paare sind durch eine deutliche Kommissur miteinander verbunden; sie sind also bei der Prolarve noch nicht mit dem metathorakalen Ganglienpaar verschmolzen. Im Gegensatz hierzu berichtet ROONWAL (1937), daß diese Verschmelzung bereits vor dem Schlüpfen aus dem Ei stattfindet. Der im Abdomen liegende Abschnitt des Bauchmarks besteht aus 5 freien Ganglien, die in ihrer Lage der Anordnung bei der Imago entsprechen. Es sind keine äußeren Zeichen von Kommissuren in der Abdominalregion des Bauchmarks zu erkennen.

Die Innervation der Körpersegmente und -anhänge wird bei der Prolarve auf ähnliche Weise wie bei der Imago erreicht. Doch lassen sich 3 Unterschiede feststellen:

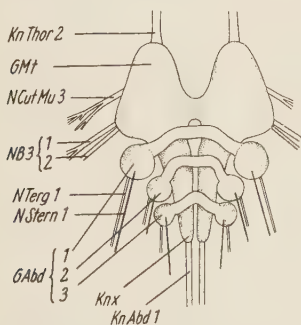


Abb. 10. Prolarve; metathorakaler Abschnitt der Ganglienkette; Ventralansicht.

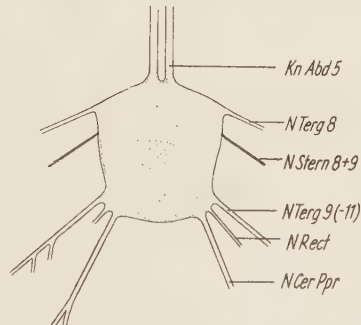


Abb. 11. Prolarve; letztes Abdominalganglion: Dorsalansicht.

1. die Flugmuskelnerven sind noch nicht entwickelt; 2. es sind nur 2 Paare von Springeinnerven (NB 3, 4 u. 2, Abb. 10) vorhanden; einen Nerven für das BRUNNERSche Organ fand ich nicht; 3. das letzte Abdominalganglion gibt nur ein einziges Paar von Sternalnerven (NStern 8 + 9, Abb. 11) ab; es entspricht den 8. + 9. Sternalnervengliedern der Imago. In Tabelle 3, S. 18, sind der Zeitpunkt des Auftretens und die sich anschließenden Veränderungen in der Entwicklung der in diesem Kapitel erwähnten Nerven zusammengefaßt.

2. Wachstum des Gehirns

Länge und Breite des Gehirns wurden bei 20 Prolarven und in jedem weiteren Stadium (inkl. Imago) bei je 15 Männchen und Weibchen gemessen. Zum Vergleich maß ich auch die Kopfkapselbreite sowie die Länge und Breite des Unterschlundganglions. Meßart: 1. Länge des Gehirns (LH) von der Basis des lateralen Ocellarnerven bis zum Beginn des entsprechenden Schlundkonnektives; 2. Breite des Gehirns (BH) zwischen der Basis der beiden motorischen Antennennerven; 3. Breite der Kopfkapsel (BK), Abstand zwischen den Genae; 4. Länge des Unterschlundganglions (LU) in der mittleren Längsachse; 5. Breite des Unterschlundganglions (BU) in der mittleren ventralen Querachse.

Die Messungen wurden mit Hilfe eines Okularmikrometers bei einer Gruppe präparatorisch, bei einer anderen histologisch gemessen (bei großen Formen wurde die Kopfkapsel nur präparatorisch gemessen). Da es nicht möglich war, die Teile des gleichen Tieres sowohl histologisch als auch präparatorisch zu messen, mußte ich mich darauf beschränken, die Mittelwerte aus präparatorischen Messungen mancher Tiere und histologischen Messungen anderer Tiere festzustellen. Die Werte bei den histologischen Messungen waren fast immer etwas kleiner als die der entsprechenden präparatorischen Messungen, sehr wahrscheinlich infolge der Schrumpfung durch Fixieren und Einbetten. Um eine Vorstellung von der Differenz zu erhalten, stellte ich den Mittelwert von BH bei der weiblichen Imago aus präparatorischen sowie aus histologischen Messungen fest; er betrug in den beiden Fällen etwa 1,98 bzw. 1,83 mm. Daraus ist zu ersehen, daß eine Verringerung von etwa 8% der wirklichen Größe der frischen Teile stattfindet, die ich zu den gemachten histologischen Messungen addierte. Aus den erhaltenen Werten wurde das Mittel errechnet (Tabelle 1).

Tabelle 1. Maße des Gehirns, der Kopfkapsel und des Unterschlundganglions in den post-embryonalen Stadien. BK = Kopfkapselbreite, LH = Gehirnlänge, BH = Gehirnbreite, LU = Länge des Unterschlundganglions, BU = Breite desselben; Mittelwerte aus 20 Prolarven und je 15 ♂♂ und ♀♀ der weiteren Stadien

Stadium		Maße in mm				
		BK	LH	BH	LU	BU
Prolarve		0,76	0,68	0,49	0,36	0,32
1.	♀	1,42	0,88	0,62	0,53	0,35
	♂	1,34	0,82	0,57	0,48	0,32
2.	♀	1,80	1,14	0,77	0,87	0,38
	♂	1,70	1,05	0,71	0,81	0,35
3.	♀	2,20	1,40	0,95	1,25	0,43
	♂	2,00	1,30	0,87	1,17	0,40
4.	♀	2,70	1,72	1,20	1,34	0,46
	♂	2,50	1,58	1,00	1,26	0,42
5.	♀	4,00	2,00	1,55	1,45	0,50
	♂	3,27	1,80	1,25	1,34	0,45
Imago	♀	5,55	2,30	1,90	1,60	0,53
	♂	4,00	2,00	1,60	1,40	0,48

In Abb. 12 sind die Maße des Gehirns bei der Prolarve sowie bei beiden Geschlechtern in den nachfolgenden Stadien dargestellt. Daraus ist ersichtlich, daß das Gehirn 1. beim Weibchen in allen Stadien größer ist als beim Männchen; 2. bei beiden Geschlechtern nach dem 4. Stadium etwas schneller in die Breite als in die Länge wächst. Das Verhältnis zwischen Gehirnbreite und -länge (BH/LH) ist bis zum 4. Stadium nahezu unverändert; danach verschiebt es sich deutlich zugunsten der Breite (Tabelle 2).

Die Durchschnittsbreite der Kopfkapsel wächst bei beiden Geschlechtern (Abb. 13) relativ stark anfangs und vom 5. Stadium ab. Das Verhältnis Gehirnbreite: Kopfkapselbreite (Tabelle 2, BH/BK) hat bei der Prolarve den höchsten Wert; dieser vermindert sich plötzlich im 1. Stadium, bleibt dann bis zum 4. Stadium fast konstant und nimmt dann wieder ab.



Abb. 12. Wachstum des Gehirns von der Prolarve bis zur Imago.

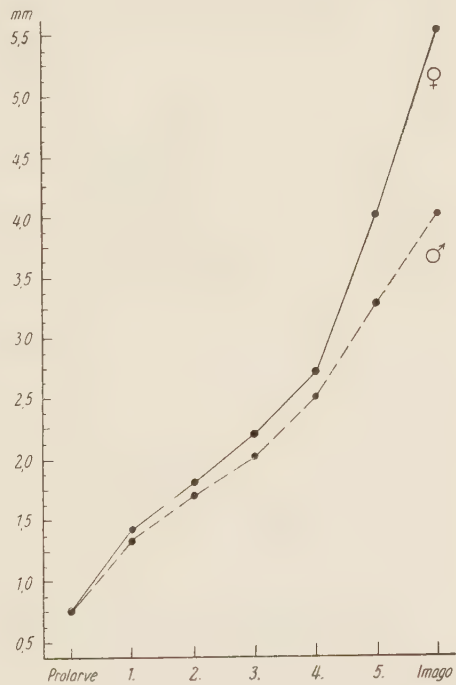


Abb. 13. Breite der Kopfkapsel von der Prolarve bis zur Imago.

3. Wachstum des Unterschlundganglions

Die Durchschnittslänge des Unterschlundganglions ist etwa 0,36 mm bei der Prolarve und 1,5 bei der Imago (Mittelwert aus beiden Geschlechtern), die Durch-

Tabelle 2. Verhältniswerte von Kopfkapsel, Gehirn und Unterschlundganglion zueinander während der Entwicklung (Abkürzungen wie in Tabelle 1)

Stadium	Maße in mm (Mittelwert aus beiden Geschlechtern)					Verhältniswerte					
	BK	LH	BH	LU	BU	BH/LH	BH/BK	BU/LU	BU/LH	BU/BH	LU/LH
Prol.	0,76	0,68	0,49	0,36	0,32	0,72	0,65	0,89	0,47	0,65	0,53
1.	1,38	0,85	0,59	0,50	0,34	0,69	0,43	0,68	0,40	0,58	0,59
2.	1,75	1,10	0,74	0,84	0,37	0,67	0,42	0,44	0,34	0,49	0,76
3.	2,12	1,36	0,91	1,21	0,41	0,67	0,43	0,34	0,30	0,45	0,89
4.	2,61	1,65	1,10	1,30	0,44	0,67	0,42	0,34	0,27	0,40	0,79
5.	3,64	1,91	1,40	1,40	0,47	0,73	0,38	0,34	0,25	0,34	0,73
Imago	4,78	2,15	1,75	1,50	0,51	0,81	0,37	0,34	0,24	0,29	0,70

schnittsbreite entsprechend etwa 0,32 bzw. 0,5 mm. Das Unterschlundganglion nimmt also an Länge zu, während sein Breitenwachstum unbedeutend ist. Das Längenwachstum ist zwischen dem 1. und 3. Stadium besonders stark (Abb. 14).

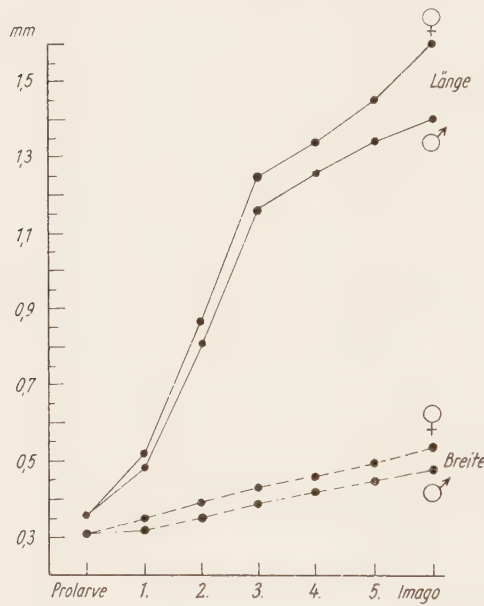


Abb. 14. Wachstum des Unterschlundganglions von der Prolarve bis zur Imago.

Das findet seinen Ausdruck in den Indexwerten der Tabelle 2, in der auch das Wachstum des Unterschlundganglions berücksichtigt ist. Im Laufe der Entwicklung ergeben sich, auch bei Vergleich von Unterschlundganglion und Gehirn, kennzeichnende Veränderungen der Indexwerte: 1. der Index BU/LU ist bei der Prolarve am höchsten; er vermindert sich dann stetig, erreicht im 3. Stadium ein Minimum und bleibt bis zur Imago auf diesem Wert; 2. der Index BU/LH vermindert sich recht stetig von der Prolarve bis zur Imago; 3. ähnlich verhält sich der Index BU/BH; 4. der Index LU/LH nimmt besonders im Zeitraum zwischen dem 1. und 3. Stadium zu, dann vermindert er sich stetig bis zur Imago. Das Wachstum ist also allometrisch.

4. Entwicklung des Metathorakalganglions

Das komplexe Metathorakalganglion der Imago entsteht während der Larvenstadien auf folgende Weise: Die embryonalen Kommissuren, welche bei der Prolarve die ersten 3 Abdominalganglien (GAbd 1—3, Abb. 10) beider Seiten miteinander ver-

binden, verkürzen sich schnell nach der prolarvalen Häutung und werden im 1. Stadium undeutlich. Infolgedessen nähern sich die vom embryonalen Metathorakalganglion ziehenden Konnektive (Knx), ausgenommen an 3 Stellen, wo sehr kleine Zwischenräume übrigbleiben (Abb. 15a). Im 2. Stadium verlieren die Thorakalganglien ihre äußere Zweilappigkeit (GMt, Abb. 15b) und bilden die Konnektive K 3 ein dickes „Mediankonnektiv“ KnM; ihm liegen die Abdominalganglien 1—3 beider Seiten an, bleiben aber noch voneinander getrennt. Im 3. Stadium verkürzt sich das Mediankonnektiv und nähern sich die Abdominalganglien jeder Seite einander (Abb. 15c). Im 4. Stadium (Abb. 15d) bilden die Abdominalganglien auf jeder Seite 3 schwache Vorwölbungen; dadurch erreicht das Metathorakalganglion schon fast seine endgültige komplexe Gestalt. Weitere Einzelheiten (Änderungen in der Marksubstanz und in den Ganglienzellen-Gruppen der einzelnen Ganglien) werden im histologischen Teil (S. 29) untersucht.

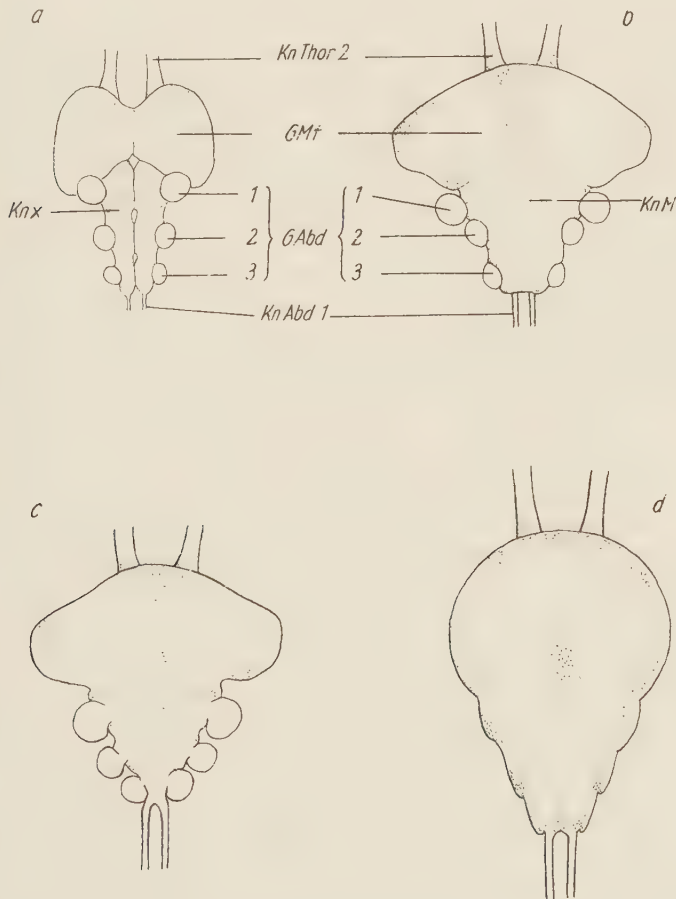


Abb. 15. Entwicklung des Metathorakalganglions; a—d = 1.—4. Stadium (schematisch).

5. Entwicklung der Flugmuskelnerven

Erst in vollentwickelten Erstlarven sind die Flugmuskelnerven zu erkennen. Vom vorderen Rand des Mesothorakal- bzw. des Metathorakalganglions stammen die Hauptnerven NEL bzw. NFl (vgl. Abb. 4); sie konnten bis zum 1. Pleuralmuskel (zukünftiger Vorzieher und Entfalter des Flügels) verfolgt werden. Eine weitere Entwicklung erfahren diese Nerven erst im fortgeschrittenen 2. Stadium. Auf jeder Seite entsteht nun der Nebennerv (Nel) vom hintern Rand des Prothorakalganglions und der ähnliche Nerv (Nfl) vom hinteren Rand des Mesothorakalganglions; beide Nerven vereinigen sich mit den Hauptnerven NEL bzw. NFl. Letztere bleiben bis zum Ende des 3. Stadiums unverzweigt; dann gibt jeder von ihnen einen dünneren Ast an seiner Hinterseite ab, der die Basis des entsprechenden Flügelläppchens erreicht (Tabelle 3).

6. Entwicklung der Genitalnerven

Der letzte Sternalnerv der Prolarve (NStern 8 + 9, Abb. 11) entspricht den 8. und 9. Sternalnerven der Imago. Im 1. Stadium spaltet er sich bei beiden Geschlechtern in 2 Nerven. Anschließend ergeben sich die folgenden, in beiden Geschlechtern etwas verschiedenen Änderungen. Weibchen: Im 2. Stadium verzweigt sich NStern 9 in 2 Äste, welche die zukünftige obere und innere Ovipositorvalve versorgen. NStern 8 bleibt in diesem Stadium unverändert; im 3. Stadium entwickelt sich der Ast für die ventrale Ovipositorvalve. Die neuentwickelte Spermatheca erhält im 4. Stadium ihre Innervierung von NStern 9 her. Männchen: NStern 8 des 1. Stadiums bleibt unverändert bis zur Imago. NStern 9 jedoch gabelt sich im fortgeschrittenen 3. Stadium in 2 Zweige; der äußere versorgt den Boden der zukünftigen Subgenitalplatte, der innere den Ductus ejaculatorius. Nach dem 3. Stadium beim Männchen und dem 4. beim Weibchen wurden keine weiteren Änderungen in den Genitalnerven beobachtet (Tabelle 3).

Tabelle 3. Zeitpunkt des Auftretens und anschließende Entwicklung des sensorischen Antennen-nerven (NAnt 2), des 3. Cervicalnervs (NCerv 3, NCervPr), der Flugmuskelnerven (NEL, Nel, NFl, Nfl), und der Genitalnerven (NStern 8 und 9).

— = Nerv nicht vorhanden (+) = Nerv vorhanden in fortgeschrittenem Stadium
+ = Nerv vorhanden ++ = Nerv verzweigt

⏟
+ = Haupt- und Nebennerv vereinigt

	NAnt 2	NCerv 3	NCerv Pr	NEL	Nel	NFl	Nfl	NStern 8		NStern 9	
								♀	♂	♀	♂
Prol.	—	—	—	—	—	—	—	+(8+9)	+(8+9)	—	—
1. Stad.	—	(+)	(+)	(+)	—	(+)	—	+	+	+	+
2. Stad.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	++	+
		⏟	⏟	⏟	⏟	⏟	⏟				
		+	+	+	+	+	+				
3. Stad.	+	+	+	(+)	(+)	(+)	(+)	++	+	++	(++)
4. Stad.	+	+	+	++	++	++	++	++	+	+++	++
5. Stad.	+	+	+	++	++	++	++	++	+	+++	++
Imago	+	+	+	++	++	++	++	++	+	+++	++

Zur Histologie des ZNS

Als Vorbilder dienten mir die Untersuchungen von HALLER (1907) und BRESCHNEIDER (1914) an *Periplaneta (Blatta) orientalis*, HOLSTE (1923) an *Dytiscus marginalis*, JAWLOWSKI (1954) an *Tettigonia (Locusta) viridissima*, *Oedipoda coerulescens*, *Gryllus campestris* und manchen anderen Saltatoria, sowie die Arbeiten von BRANDT (1879), HILLTONS (1911), FORTUYN (1920), HANSTRÖM (1940) und JAWLOWSKI (1948, 1954) an verschiedenen Insektengruppen.

A. Das Gehirn

1. Bau des Imaginalgehirns

Die äußere Schicht des Gehirns enthält mehrere Arten von Ganglienzellen, die in verschiedenen Gruppen angeordnet sind. Auch das Neuropil jedes Gehirnteils (besonders das des Protocerebrums) ist in mehrere Bezirke von verschiedener Struktur differenziert, die in engerem Zusammenhang mit den Ganglienzellengruppen stehen.

Deshalb beschreibe ich das Gehirn topographisch so, daß jeder Neuropilbezirk zusammen mit den zugehörigen Ganglienzellen und Faserzügen behandelt wird.

In der mittleren Region des protocerebralen Grundneuopils liegt der Zentralkörper (Abb. 16) als eine fächerförmige Ansammlung von Fasern verschiedener Herkunft. Man kann an ihm 2 Teile unterscheiden: einen oberen Hauptteil (ZK), der durch vertikallaufende Faserbündel in mehrere Fächer geteilt ist, und einen

unteren wesentlich kleineren Teil (zk) aus querlaufenden Fasern. Der Zentralkörper wird von peripheren Faserbündeln umgeben, deren feine Aufzweigungen das Grundneuopil durchziehen. Von der Ganglienzellschicht des Protocerebrums zeichnen sich in der oberen medianen Zone 2 kleine kegelförmige Gruppen von verhältnismäßig großen plasmareichen Zellen ab, die Pars intercerebralis (PI, Abb. 16). Die Zellen der Pars intercerebralis senden ihre Fortsätze multipolar in die Umgebung. Nach HALLER (1907) und BRESCHNEIDER (1914) enden bei *Periplaneta* die Fasern der Ocellarnerven in der Pars intercerebralis. Zwischen der Pars intercerebralis und dem Zentralkörper liegt die Protocerebralbrücke oder Pons anderer Autoren (PCbBr) als eine Reihe von kleinen aneinandergefügten differenzierten Neuropilmassen. Sie steht mit dem Zentralkörper durch ihre unteren Fasern in enger Verbindung, während ihre oberen Fasern die Fortsätze der Pars intercerebralis aufsuchen. Lateral zieht von der Proto-

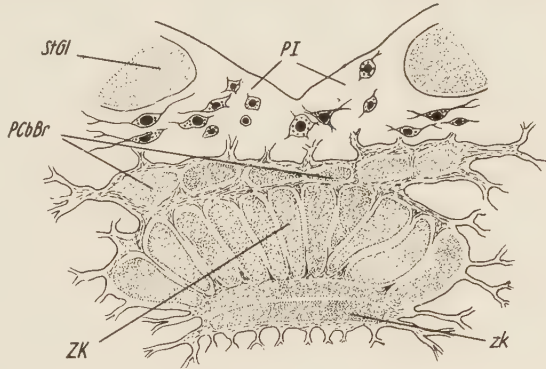


Abb. 16. Imago; Transversalschnitt durch das Gehirn, Mittelregion mit Zentralkörper, Protocerebralbrücke und Pars intercerebralis. (Ganglienzellen nur teilweise eingezeichnet).

cerebralbrücke ein Faserbündel durch das Grundneuropil; es sucht wahrscheinlich die Globulizellen (Abb. 17) seiner Seite auf.

Die Corpora pedunculata stehen im Grundneuropil des Protocerebrums mehr caudal. Jedes Corpus pedunculatum trägt nur einen Becher (Calix), der mit zahlreichen kleinen Globulizellen ausgefüllt ist (GlZ, Abb. 17a). Einige Globulizellen (glZ) senden ihre Fortsätze ins Grundneuropil (NP) Linein. Die zentripetalen Fortsätze aller Globulizellen jeder Seite sind in 3 kegelförmige Gruppen, die Stielglomeruli, zusammengefaßt; letztere lassen sich in ihrer Gesamtheit am besten in schrägen Transversalschnitten darstellen (StGl). Von jedem Glomerulus zieht nach innen ein Stiel; die 3 Stiele vereinigen sich jederseits zum dicken vertikallaufenden Pedunculus; letzterer ist recht deutlich in caudalen Transversalschnitten (Ped, Abb. 17b). Nahe der ventralen Grenze des Grundneuropils biegt sich der Pedunculus nach innen und zieht als ein Querfortsatz, das Innenhorn oder Cornu internum (CI), unter den Zentralkörper. Der rückläufige Stiel (RStl) und der Unterstiel (UStl) entstehen an der äußeren bzw. der inneren Seite des Pedunculus, wo das Cornu internum beginnt. Linker und rechter Pedunculus sind durch die Dorsal- und die Ventrankommissur (KmD, KmV) verbunden, 2 dünne Faserzüge, die hinter den Zentralkörper ziehen. Die Corpora pedunculata von *Locusta* gleichen also denen von *Forficula*, wo auch dem einzigen Becher 3 Stielglomeruli zugeordnet sind (KÜHNLE 1913). Bei den von JAWLOWSKI (1954) untersuchten Saltatoria (z. B. *Tettigonia*, *Oedipoda* und *Gryllotalpa*) besitzt der Becher einen zusätzlichen Teil (Halbbecher). Nur einen Glomerulus finden wir bei *Dixippus* und *Stenobothrus* (HANSTRÖM 1940), 2 bei *Periplaneta* (BRETSCHNEIDER 1914).

Der dem Protocerebrum mit einem kurzen Stiel aufsitzende Lobus opticus (Abb. 18) enthält die 3 Sehmassen, nämlich die Lamina ganglionaris, die Medulla externa und die Medulla interna; jede von ihnen besteht aus einer Neuropils substanz

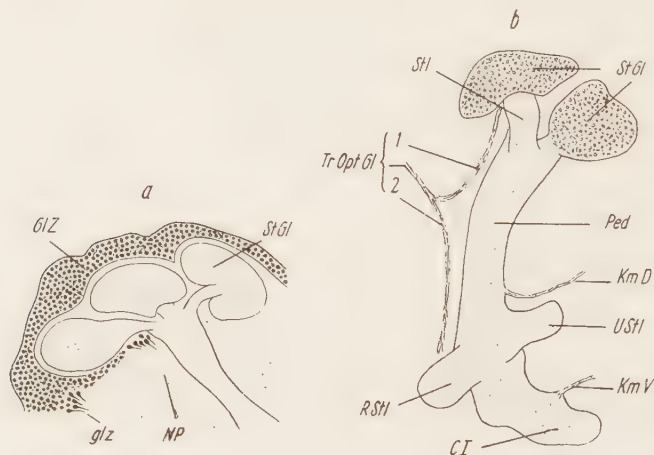


Abb. 17. Imago; a) Schrägtransversalschnitt durch das Corpus pedunculatum mit Calix und 3 Stielglomeruli. — b) Transversalschnitt mit Corpus pedunculatum.

mit den zugehörigen Ganglienzellen. Ganz außen im Lobus opticus, gleich hinter der postretinalen Faserschicht, liegt die Lamina ganglionaris (LG) als ein schmales Band von Neuropil, das durch die durchziehenden Fasern quergestreift erscheint. Zwei voneinander ganz verschiedene Arten von Ganglienzellen gehören zur Lamina ganglionaris: 1. Die ovalen plasmareichen Riesenzellen (a), die in Transversalschnitten eine Reihe von etwa 10 Zellen an der äußeren Grenze der Lamina darstellen und deren dicke Fasern das Neuropil der Lamina parallel zu den postretinalen Fasern durchziehen, und 2. die kleinen globulösen Zellen (b), deren feine Fortsätze die Neuropilsubstanz der Lamina ausmachen; sie liegen in kleinen Gruppen zwischen den Riesenzellen sowie an der oberen und unteren Grenze der Lamina. Von der Lamina ganglionaris laufen die Fasern des Chiasma externum (CHext) nach innen und verbinden sie mit der 2. Sehmasse oder Medulla externa. Das Neuropil der Medulla externa (Mext) zeigt deutlich 3 Schichten.

Die zur Medulla externa gehörigen Zellen sind zumeist von globulöser Struktur (b) und besonders um die ventrale Fläche gelagert. An der inneren ventralen Begrenzung der Medulla externa liegen in geringer Anzahl die Zellen c; sie sind etwas größer und plasmareicher als die von Typus b und senden ihre Fortsätze in die innere Neuropilschicht. Die Fasern des 2. Chiasma oder Chiasma internum (CHint) verlassen die innere Schicht der Medulla externa und sammeln sich im Neuropil der letzten Sehmasse oder Medulla interna (Mint). Diese besteht aus 3 Neuropilmassen und wird von Ganglienzellen von Typus c umgeben, deren Fortsätze das Neuropil durchdringen. Von der Medulla interna ziehen die Fasern des Sehstiels bündelartig ins Grundneuropil des Protocerebrums. Die Sehmassen bei *Locusta* liegen also völlig außerhalb des

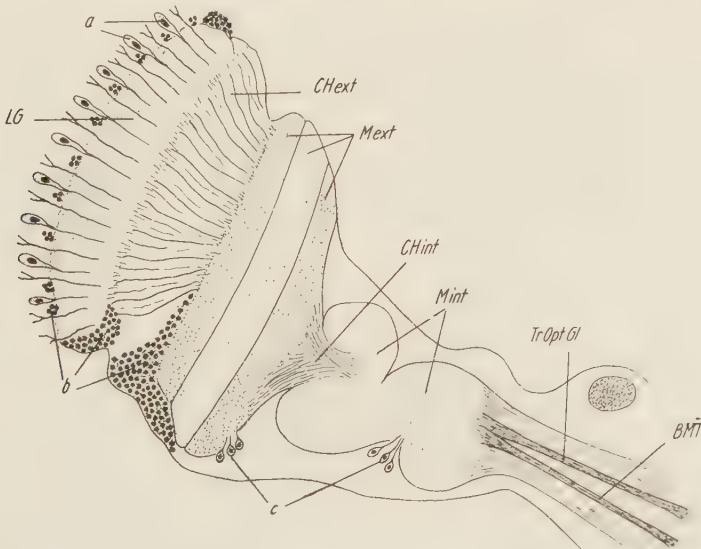


Abb. 18. Imago; Transversalschnitt durch Lobus opticus (Ganglienzellen nur teilweise eingezeichnet).

Gehirns, sind gut ausgebildet und gleichen fast denen mancher höheren Insekten (z. B. *Apis*, KENYON 1897; *Musca*, CAJAL 1909). Im Gegensatz hierzu sind die Sehmassen bei manchen anderen Insekten (z. B. *Forficula*, KÜHNLE 1913; *Lepisma*, BÖTTGER 1910; *Periplaneta*, BRETSCHNEIDER 1914) sehr einfach und fast im Protocerebrum eingeschlossen.

Die Hauptstrukturen des Deutocerebrums sind die beiden Antennalganglien (Antennenlappen oder Lobi olfactorii anderer Autoren). Die Ganglienzellen sind um jedes Antennalganglion auf folgende Weise angeordnet (Abb. 19): 1. kleine Zellen (d), die in 2 Anhäufungen im lateralen oberen sowie im medianen unteren Gebiet gelagert sind; die Fortsätze dieser Zellen sammeln sich und durchdringen das Neuropil des Ganglions; 2. große tropfenförmige Zellen (e), die in geringer Anzahl im medianen oberen Gebiet liegen; ihre Fortsätze sind ebenfalls nach dem Zentrum des Ganglions orientiert; 3. große kugelförmige Zellen (f), ebenfalls wenig an der Zahl, die am lateralen Rand liegen; Hinterflächenschnitte zeigen, daß die Fortsätze dieser Zellen nach der Gegenseite orientiert sind; 4. ovale Zellen (g), die median liegen gegenüber den Zellen f; ihre Fortsätze laufen aber vertikal, also in Richtung des Protocerebrums. Während die Zellen d und e einseitig sind (d. h. ihre Fortsätze verlassen das Ganglion nicht), sind die Fortsätze der Zellen f und g so orientiert, daß sie wohl anderen Gehirnteile erreichen könnten. Die Zellen f und g entsprechen sehr wahrscheinlich den Zellen b und e von *Periplaneta*, deren Fortsätze sich transversal zur Gegenseite des Deutocerebrums bzw. vertikal zum Protocerebrum erstrecken (BRETSCHNEIDER 1914). Sehr interessant aber sind bei *Locusta* die Zellen h, die mehr caudal im medianen Gebiet liegen, und zwar neben der Basis des motorischen Antennenner-

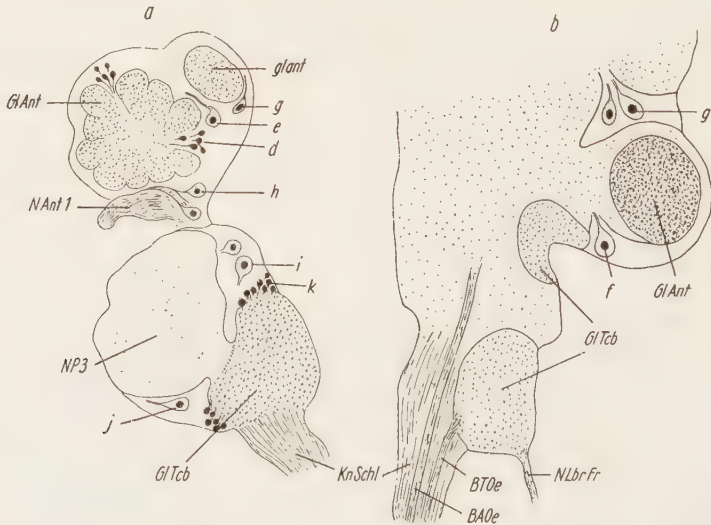


Abb. 19. a) Imago; Tangentialschnitt durch Deuto- und Tritocerebrum (Männchen) mit Ursprung des motorischen Antennennerven (Ganglienzellen nur teilweise eingezeichnet). — b) Horizontalschnitt durch Deuto- und Tritocerebrum.

ven. Sie lassen sich nur an caudalen Tangentialschnitten darstellen (Abb. 19a). Ihre Fortsätze suchen die Wurzel der motorischen Antennennerven. Weitere Untersuchungen sind aber nötig, um die motorischen Elemente dieses Nerven sicher festzustellen.

Am Neuropil des Deutocerebrums kann man 2 Bezirke unterscheiden: 1. Das eigentliche Deutocerebralneuropil (NP 2, Abb. 20), ein schmales Band, das unmittelbar unter den Innenhörnern der Corpora pedunculata liegt und die beiden Antennalganglien miteinander verbindet; 2. das scharf begrenzte, hoch differenzierte globulöse Neuropil, das die Antennalgglomeruli auf jeder Seite bildet. Letztere sind bei *Locusta* stark verdichtet und in aneinandergesetzten Gruppen (etwa 15 Gruppen an Transversalschnitten) angeordnet (GlAnt, Abb. 20a). Wie bei manchen anderen Saltatoria umgeben die Antennalgglomeruli eine zentrale Region, in der sich Fasern verschiedener Herkunft sammeln (JAWLOWSKI 1948). Beim Männchen enthält das Antennalganglion eine zusätzliche Anhäufung von Antennalgglomeruli (glant, Abb. 19, 20). So einen Sexualdimorphismus im Antennalganglion hat JAWLOWSKI bei den von ihm untersuchten Saltatoria nicht gefunden. Etwas Ähnliches gibt es jedoch bei den Männchen von *Periplaneta* und *Apis* (JAWLOWSKI 1948) und bei manchen Lepidopteren (z. B. *Lasciocampa quercus*, BRETSCHNEIDER 1924).

Der sensorische Antennennerv läßt sich an oberflächlichen Tangentialschnitten (NAnt 2, Abb. 20b) darstellen. Er besteht aus 2 dicken Faserbündeln, welche die Ganglienzellschicht durchdringen und sich innerhalb der Antennalgglomeruli in mehrere Verzweigungen aufspalten.

Die Zentralregion des Antennalganglions wird von den Antennalgglomeruli umgeben; in ihr sammeln sich die Fasern der globulösen Zellen und wahrscheinlich auch Faserendungen vom sensorischen Antennennerven; vor allem bildet sie den Ursprungsort der Antennalkommissur, welche die beiden Antennalganglien miteinander verbindet (S. 24).

Im Tritocerebrum liegen die Ganglienzellen vorwiegend im hinteren Gebiet. Man kann 3 Formen unterscheiden: 1. kugelförmige große Zellen (i, Abb. 19a) in der medianen Zone der Ganglienzellschicht; sie haben wie die Zellen d des Antennalganglions zentripetal orientierte Fortsätze; 2. ovale Zellen (j) in der lateralen Zone, deren

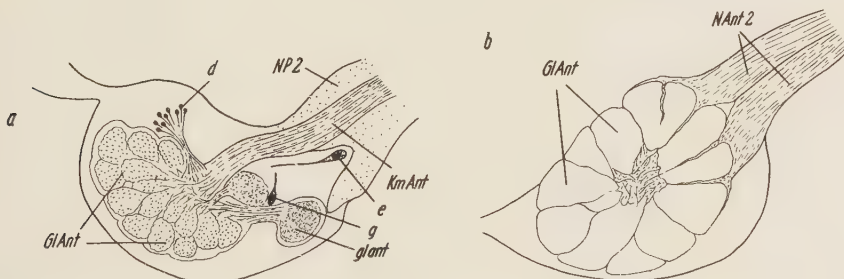


Abb. 20. Imago; a) Transversalschnitt durch das linke Antennalganglion (Männchen). — b) wie a, nahe der vorderen Außenfläche, mit sensorischen Antennennerven.

Fortsätze mehr oder weniger vertikal orientiert sind, und 3. kleine Zellen (k); sie kommen in beiden Zonen vor und haben sehr feine Fortsätze, von denen die zentripetalen die Tritocerebralgglomeruli (GlTcb) durchdringen. Das Neuropil jeder Tritocerebralhälfte ist deutlich in 2 Gebiete unterteilt: 1. Das Gebiet des eigentlichen oder Grundneuopils (NP 3, Abb. 19a); es steht in engerem Zusammenhang mit Zellen von Typus i und j; 2. das Gebiet der Tritocerebralgglomeruli (GlTcb), das von globulösen Zellen von Typus k umgeben wird. Die Tritocerebralgglomeruli (Abb. 19b) zeigen 2 Anhäufungen, von denen die kleinere näher bei den Antennalgglomeruli liegt.

2. Leitungsbahnen

Von der Zentralregion des Antennalganglions entspringt die Antennalkommissur (KmAnt, Abb. 20a); sie zieht durch das eigentliche Neuropil des Deutocerebrums als ein dickes Faserbündel, das sich bis zum Zentrum des Antennalganglions der Gegenseite erstreckt. Die Sehkommissur ist dagegen ziemlich dünn (KmOpt, Abb. 21a); sie zieht hinter den Zentralkörper und verbindet die beiden Medullae internae miteinander. Außer diesen beiden Kommissuren konnten die folgenden Hauptleitungsbahnen verfolgt werden: a): Der Antennaltractus (TrAnt, Tractus olfactorioglobularis oder Chiasma optico-olfactorium anderer Autoren), der vom Antennalganglion herkommt und vertikal durch das Grundneuopil des Protocerebrums zieht. Hinter dem Zentralkörper teilt sich der Antennaltractus in 2 Bahnen, von denen die äußere (trant 2) sich mit den Fasern des Sehstiels vermischt. Die innere Bahn (trant 1) des Antennaltractus erstreckt sich hinter den Pedunculus; sie kann in schrägsagittalen Schnitten (Abb. 21b) weiter verfolgt werden. Dort gibt sie Faserverzweigungen an den Pedunculus ab und endet innerhalb der Stielglomeruli. Durch trant 1 bzw. 2 wird die Verbindung zwischen Antennalgglomeruli und Corpus pedunculatum bzw. Lobus opticus hergestellt. b): Der Sehtractus (Tractus opticoglobularis von HANSTRÖM),

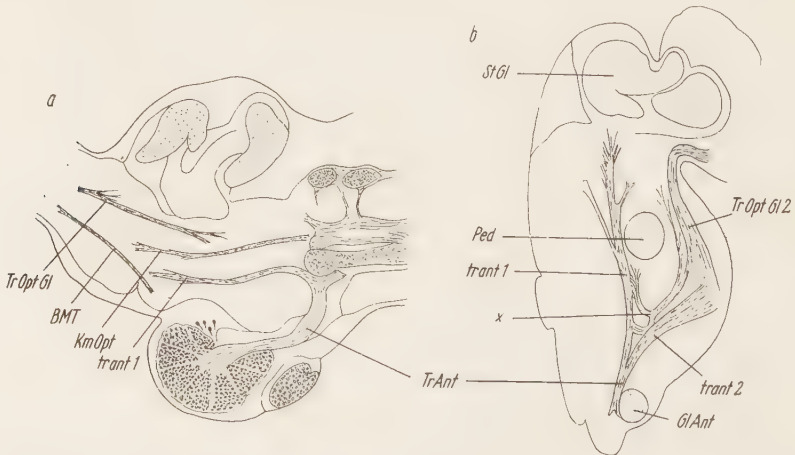


Abb. 21. Imago; a) Transversalschnitt durch die hintere Region des Gehirns mit Sehkommissur und Antennaltractus. — b) Verbindung zwischen Antennal- und Sehtractus hinter Corpus pedunculatum (schrägsagittal).

der seinen Anfang von der Medulla interna nimmt (TrOptGl, Abb. 17, 18, 21). Er spaltet sich im Grundneuropil des Protocerebrums in 2 Bahnen (Abb. 17), von denen die obere (1) die Stielglomeruli ihrer Seite aufsucht, während die untere (2) der äußeren Oberfläche des Pedunculus anliegt. Hinter dem Pedunculus sind TrOptGl 2 und trant 1 durch eine Kreuzung von Fasern (x, Abb. 21b) verbunden. c): Eine ziemlich lange Bahn (BMT, Abb. 18, 21a), welche die Tritocerebralgglomeruli mit der Medulla interna verbindet. d) und e): Zwei Bahnen (BAOe, BTOe, Abb. 19b, 23b), die sich von den Antennal- bzw. Tritocerebralgglomeruli lösen und nebeneinander im Schlundkonnektiv hinunterlaufen; sie stellen die Verbindung zwischen Deuto- bzw. Tritocerebrum und dem Unterschlundganglion her.

3. Entwicklung

Schon am Gehirn der Prolarve ist (an schräghorizontalen Schnitten) der Zentralkörper mit seinen beiden Teilen deutlich (Fig. 22). Gut sichtbar sind die Corpora pedunculata an Sagittalschnitten (Abb. 23a). Jedes Corpus pedunculatum trägt nur ein Glomerulus (StGl), das dem Pedunculus (Ped) ohne Stiel aufsitzt. Das Cornu internum, der rückläufige Stiel und der Unterstiel fehlen noch. Die dicken an das Gehirn geprüßten Schlappen enthalten je 3 gut ausgebildete Sehmassen, nämlich eine Lamina ganglionaris mit postretinalen Fasern, eine deutlich geschichtete Medulla externa und eine 3teilige Medulla interna (Abb. 23a). Die Antennalgglomeruli (GlAnt, Abb. 22, 23) liegen in einer Anhäufung zusammen. Von den Antennennerven fand ich nur den motorischen (mit einer Wurzel); er ist an caudalen Horizontalschnitten (Abb. 23b) zu erkennen. Die Antennalkommissur (KmAnt, Abb. 22) und die Sehkommisur sind bereits vorhanden; außer ihnen sind die folgenden Bahnen im Gehirn der Prolarve zu erkennen: a): Die innere Bahn des Antennaltractus (trant 1, Abb. 23b) welche die Antennalgglomeruli mit dem Corpus pedunculatum verbindet; b): der Sehtractus (TrOptGl, Abb. 23b) mit seinen beiden Bahnen; c): die Bahnen BAOe und BTOe, welche die Antennal- bzw. die Tritocerebralgglomeruli mit dem Unterschlundganglion verbinden (Abb. 23b).

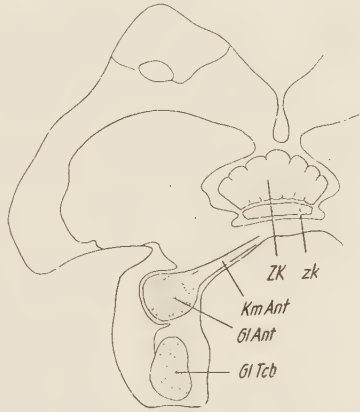


Abb. 22. Prolarve; Gehirn (schräghorizontal) mit Zentralkörper und Antennalkommissur.

Im 1. Stadium besitzt jedes Corpus pedunculatum 2 Glomeruli (StGl, Abb. 24a) mit 2 Stielen; auch das Cornu internum (CI) und der Unterstiel (UStl) sind an Transversalschnitten zu erkennen. Die äußere Bahn (trant 2) des Antennaltractus, welche die Antennalgglomeruli mit der Medulla interna verbindet, ist an caudalen Transversalschnitten (Abb. 24b) zu verfolgen.

Im 2. Stadium entwickeln sich die Corpora pedunculata völlig. Man sieht alle 3 Stielglomeruli an schrägen Transversalschnitten (Abb. 25a). Die Antennalglo-

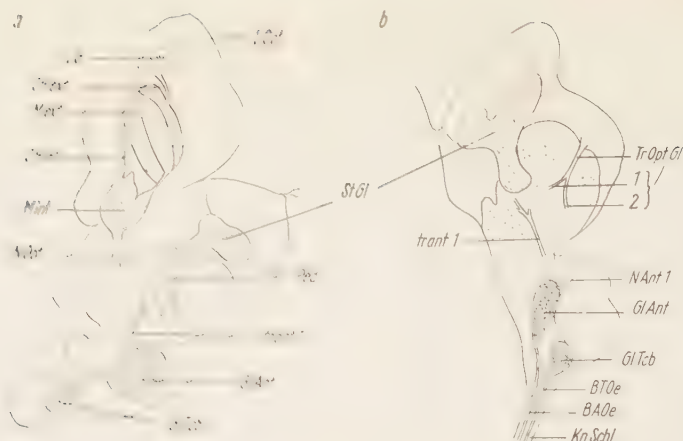


Abb. 23. Prolarve: a) Sagittalschnitt durch Gehirn mit Lobus opticus, Corpus pedunculatum und Antennalglomerulus. — b) Dasselbe (horizontal) mit Leitungsbahnen.



Abb. 24. 1. Stadium: a) Gehirn (transversal) mit Zentralkörper und Corpus pedunculatum. — b) (etwas mehr caudal) mit Lobus opticus, Antennalglomeruli und den dazugehörigen Leitungsbahnen.

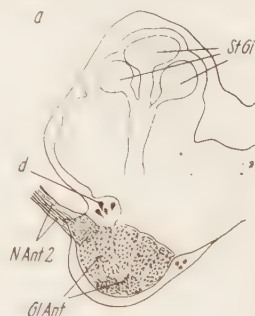


Abb. 25. 2. Stadium: a) Proto- und Deutocerebrum (schrägtransversal) mit Stielglomeruli, Antennalglomeruli und sensorischen Antennennerven. — b) (schräghorizontal) mit Medulla interna, Tritocerebralgglomeruli und den dazugehörigen Leitungsbahnen.

ruli (GlAnt, Abb. 25) sind gruppenweise geordnet. Der 2. (sensorische) Antennennerv mit seinen beiden Faserbündeln ist an Transversalschnitten recht deutlich (NAnt 2, Abb. 25a). Die Verbindung zwischen Medulla interna und Tritocerebralgglomeruli (BMT) ist vollendet; man kann sie an schrägen Horizontalschnitten verfolgen.

Nach dem 2. Stadium zeigt das Gehirn, mit Ausnahme der früher erwähnten Angaben über das Wachstum, keine bedeutenden Veränderungen mehr. Weitere Untersuchungen werden notwendig sein, um die zahlreichen Arten von Ganglienzellen bei den frühen Stadien zu entdecken und den Zeitpunkt des Auftretens interessanter Elemente (z. B. die des motorischen Antennennerven und der Lamina ganglionaris) festzustellen.

B. Die Ganglienketten

Wertvolle Angaben über den histologischen Bau der Ganglienketten bei Insekten stammen von ZAWARZIN (1924). Seine Ergebnisse über den Bauplan des 4. Abdominal- und 2. Thorakalganglions von *Aeschna*-Larven kann man als Muster für die Struktur eines Einfachganglions nehmen, soweit es nicht den Verlauf der einzelnen Faserzüge in der Marksubstanz betrifft. Wir unterscheiden wiederum Einfachganglien (das Prothorakal-, das Mesothorakal- und das 4. bis 7. Abdominalganglion) und Komplexganglien (das Unterschlundganglion, das Metathorakalganglion der Imago und das 8. Abdominalganglion).

1. Bau der Einfachganglien

Als Typus eines Einfachganglions wähle ich das mesothorakale der Imago (Abb. 26); es besteht hauptsächlich aus einer äußeren Ganglienzellschicht und einer inneren Marksubstanz. Die Ganglienzellschicht ist durch den Durchzug der Konnektive und der Seitennerven an verschiedenen Stellen unterbrochen. Das Ganglion wird von einer Hülle umkleidet, die auch die Konnektive und die Seitennerven umgibt. Die ursprüngliche Zweilappigkeit des Ganglions läßt sich daran erkennen, daß es aus 2 weitgehend symmetrischen Hälften besteht.

Die Ganglienzellen sind in der ventralen Zone des Ganglions (Abb. 26b), um die Marksubstanz gruppenweise angeordnet. Jeder Ganglionhälfte sind 2 Hauptgruppen von Ganglienzellen zugeordnet: eine vordere Seitengruppe, die den Raum zwischen dem Vorderkonnektiv (KnThor 1) und dem Stammnerven (NCutMu 2) einnimmt, und eine hintere, die zwischen dem Hinterkonnektiv (KnThor 2) und dem Extremitätennerven (NB 2) liegt. In den beiden Gruppen sind die größeren Zellen (l, m bzw. n, o) näher an der Basis des betreffenden Seitennerven gelagert, während die kleineren Zellen (p bzw. q) der lateralen Basis des entsprechenden Konnektives anliegen. Eine mediane Gruppe von kleinen Zellen (r) liegt zwischen der Basis der beiden Hinterkonnektive. Zwischen den Vorderkonnektiven habe ich keine Ganglienzellen gefunden. Auch in einer kompletten Serie von Schnitten ließen sich in dieser Region keine Ganglienzellen erkennen. Die Ganglienzellen aller Gruppen sind plasmareich und unipolar und senden ihre Fortsätze deutlich sichtbar in die Mark-

substanz hinein. Diese Fortsätze konnte ich aber nicht weit verfolgen; sie erstrecken sich während ihres Verlaufes sehr wahrscheinlich in verschiedenen Ebenen. Deshalb kann ich nicht entscheiden, welche von diesen Fortsätzen die Seitennerven durchdringen (Fortsätze der motorischen Elemente), welche in der Marksubstanz des eigenen Ganglions enden (Fortsätze der Grundneuropil-Elemente) und welche die Marksubstanz eines anderen Ganglions aufsuchen (Fortsätze der Konnektiv-Elemente; vgl. ZAWARZIN 1924). Aber die Gebiete, welche die Fortsätze verschiedener Ganglienzellengruppen innerhalb der Marksubstanz bilden, habe ich an Transversalschnitten untersucht (Abb. 26b).

Die Zahl der Ganglienzellen kann man genau nur an Totalpräparaten (durch Methylenblau- oder Metallimprägnationsmethoden) feststellen. An Schnittpräparaten sieht man auf jedem Schnitt nur eine begrenzte Anzahl von Zellen. Um eine Vorstellung von deren absoluter Zahl zu erhalten, zählte ich sie in der vorderen linken Seitengruppe und in der Mediagruppe des Mesothorakalganglions in mehreren kompletten Serien von Horizontalschnitten. Es wurde darauf geachtet, jede einzelne Zelle nur in einem Schnitt zu erfassen und erst weiterzuzählen, wenn eine andere erscheint. In jeder Serie konnte ich niemals weniger als 17 Zellen in der vorderen Seitengruppe und 7 in der Mediagruppe feststellen. Die hintere Seitengruppe derselben Hälfte enthält ungefähr die gleiche Zahl von Zellen wie die vordere (in manchen Schnitten höchstens einige Zellen mehr, nie weniger). Man darf wohl annehmen, daß die beiden Ganglionhälften symmetrisch sind, daß also im ganzen mindestens 75 Zellen ($4 \times 17 + 7$) im Mesothorakalganglion von *Locusta* vorkommen.

Die Marksubstanz des Ganglions enthält gewisse Gebiete, die aus den Verzweigungen der Fortsätze verschiedener Gruppen von Ganglienzellen gebildet sind; man sieht sie deutlich an Transversalschnitten (Abb. 26b). Die dorsomediane Zone der Marksubstanz wird von dem Gebiet der dorsalen Konnektivfasern (GdF) eingenommen. Es enthält Fasern, die vermutlich aus den dorsalen Bündeln der beiden

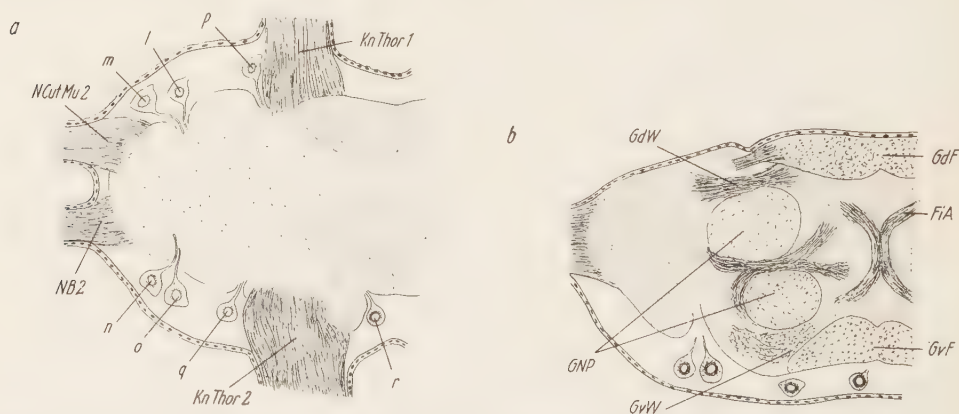


Abb 26. Imago; Mesothorakalganglion; a) Horizontalschnitt, linker Flügel (kombiniert, etwas schematisiert); Ganglienzellen teilweise eingezeichnet. — b) Transversal; Neuropilgebiete schematisch eingezeichnet.

Vorder- oder Hinterkonnektive in die Marksubstanz (oder umgekehrt) eintreten und während ihres Verlaufs der dorsalen Oberfläche des Ganglions anliegen. Die Fasern dieses Gebietes treten als Längsbündel auf; von ihnen gehen einige Nebenzweige ab, welche die Marksubstanz als 2 querlaufende Seitenbündel durchziehen. Gleich unter dem Gebiet der dorsalen Konnektivfasern liegt in jedem Flügel der Marksubstanz eine Ansammlung von schräglaufenden Fasern; sie bilden das Gebiet der dorsalen Wurzeln (GdW), das vermutlich mit den motorischen Fasern der Seitennerven zusammenhängt; die motorischen Fasern dringen bekanntlich in diese Nerven von der Marksubstanz und von den Vorderkonnektiven her ein und liegen in ihnen dorsal. Deshalb nennt ZAWARZIN dieses Gebiet das „motorische Gebiet“. Dem Gebiet der dorsalen Konnektivfasern entspricht ein Gebiet der ventralen Konnektivfasern (GvF), das von den ebenfalls längs verlaufenden Fasern der ventralen Bündel der beiden Konnektive eingenommen wird. Neben den ventralen Konnektivfasern liegt in jedem Flügel der Marksubstanz eine Zone von fein verzweigten Fasern: das Gebiet der ventralen Wurzeln (GvW; Gebiet des sensorischen Neuropils von ZAWARZIN), das aus den varikösen Nebenverzweigungen der von den Seitennerven kommenden sensorischen Fasern besteht. Diese Fasern nehmen bekanntlich eine ventrale Lage in den Seitennerven ein und gehören zu rezeptorischen Zellen außerhalb des ZNS.

Der Rest der Marksubstanz wird als Grundneuropil (GNP) bezeichnet. Man kann an ihm 2 Zonen erkennen, eine dorsale in der Nähe der dorsalen Wurzeln, eine ventrale, die dem Gebiet der ventralen Wurzeln anliegt. Von den beiden Zonen des Grundneuropils verlaufen Faserzüge in Richtung der Längsachse; sie erreichen wahrscheinlich das Grundneuropil anderer Ganglien. Der medianen Linie der Marksubstanz anliegend ziehen 2 Streifen von vertikallaufenden Fasern (FiA); sie bilden je einen Bogen, der die beiden Zonen des Grundneuropils seiner Seite miteinander verbindet. Das Gebiet dieser Faserstreifen wurde von ZAWARZIN der „Innere Apparat“ genannt; denn seine Fasern verlassen die Marksubstanz ihres eigenen Ganglions nicht.

2. Bau der Komplexganglien

Als Typus der Komplexganglien wähle ich das Metathorakalganglion der Imago (Abb. 27); seine komplexe Natur war leichter zu verfolgen als die des Unterschlundganglions und des 8. Abdominalganglions.

Die Ganglienzellen sind um die Marksubstanz des Metathorakalganglions in 4 Seiten- und 2 Mediengruppen angeordnet. Kennzeichnend für die Ganglienzellschicht dieses Ganglions ist das Vorhandensein einer vorderen Mediengruppe (s), deren Zellen man zwischen der Basis der beiden Vorderkonnektive (KhThor 2) findet. Von den Seitengruppen liegt die vordere zwischen dem Vorderkonnektiv und dem Stammnerven (NCutMu 3); unter ihren Zellen zeichnen sich die Riesenzellen (t) ab, die der Basis des Stammnerven anliegen. Die hintere Seitengruppe des ursprünglichen Einfachganglions bildet mit der des 1. Abdominalganglions ihrer Seite eine

komplexe Gruppe von Zellen (u, v), deren Fortsätze deutlich nach vorne (u) und nach hinten (v) orientiert sind; sie suchen wahrscheinlich die zugehörige Zone der Marksubstanz auf. Die zu den 2. und 3. embryonalen Abdominalganglien gehörigen Seitengruppen (w, x) liegen dem hinteren verlängerten Teil des Metathorakalganglions

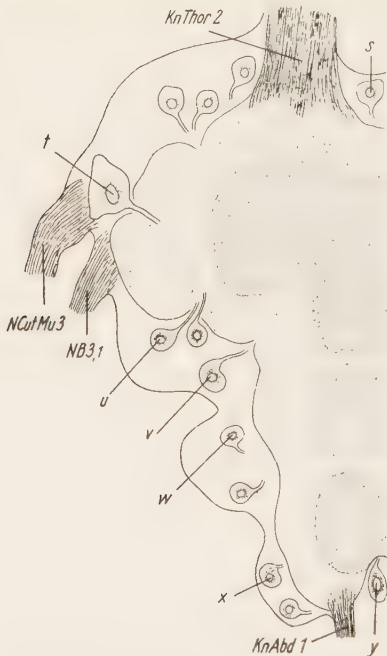


Abb. 27. Imago; Horizontalschnitt durch das Metathorakalganglion, linker Flügel (kombiniert, etwas schematisiert); Ganglienzellen nur teilweise eingezeichnet.

an dessen beiden Seiten an. Die Zellen beider Gruppen senden ihre Fortsätze ebenfalls in Richtung der entsprechenden Zone der Marksubstanz. Die wenigen Zellen der hinteren Mediengruppe (y) liegen zwischen der Basis der beiden Abdominalkonnektive (KnAbd 1).

Die Marksubstanz des Metathorakalganglions der Imago wird von den Neuropilmassen des embryonalen Metathorakal- und der 1.—3. Abdominalganglien gebildet. Das Studium mehrerer Horizontalschnittserien zeigt, daß das Grundneuropil des 1. Abdominalganglions mit dem des Metathorakalganglions vereinigt ist, während das Grundneuropil des 2. und des 3. Abdominalganglions noch getrennt geblieben ist (Abb. 27). Das steht in Übereinstimmung mit der Art der Anordnung der Ganglienzellen in den Seitengruppen, von denen nur die 1. abdominale mit der metathorakalen vereinigt ist. Sonstige Merkmale, welche die ursprüngliche Vierteiligkeit des Metathorakalganglions der Imago anzeigen (außer den abgehenden Seitennerven), habe ich nicht beobachten können.

3. Bau der Bauchmarkkonnektive

Eine Untersuchung des histologischen Baues der Bauchmarkkonnektive läßt die komplizierte Ausbildung der Marksubstanz besser erkennen; denn in diesen Konnektiven laufen die meisten Fasern, welche selbst oder durch ihre Verzweigungen die Marksubstanz bilden. Als Objekt wähle ich das zum Mesothorakalganglion gehörige Vorderkonnektiv (KnThor 1). Den Bau dieses Konnektives untersuchte ich an Querschnitten.

Alle Neuropilgebiete des Mesothorakalganglions sind, mit Ausnahme des inneren Apparates, in seinem Vorderkonnektiv vertreten (Abb. 28). Es enthält eine bestimmte Anzahl von Faserbündeln, die durch die umhüllenden Schichten von Neurogliazellen scharf voneinander getrennt sind. Das dorsale Feld des Konnektives wird von einem größeren Bündel zumeist dicker Fasern (BdF) eingenommen; das sind mit großer Sicherheit Fasern, die sich in der Marksubstanz als das Gebiet der dorsalen Konnek-

tivfasern (GdF, Abb. 26b) darstellen. Links und rechts von dem dorsalen Faserbündel liegen 2 etwas kleinere Bündel von dünneren Fasern (BmF); sie gehören wahrscheinlich zu motorischen Elementen anderer Ganglien, die nach ZAWARZIN ihre Fortsätze in die Hinterkonnektive senden und in die Marksubstanz des nachfolgenden Ganglions durch seine Vorderkonnektive eindringen und dort das Gebiet der dorsalen Warzen bilden.

Im ventralen Feld des Konnektives laufen 3 Bündel von dünnen Fasern. Das mittlere, größere von diesen Bündeln (BvF) enthält vor allem die Fortsetzungen der ventralen Konnektivfasern (GvF, Abb. 26b). Die anderen wesentlich kleineren Bündel (BsF) enthalten wahrscheinlich die Fortsetzung der sensorischen Fasern der Seitenerven des Mesothorakalganglions, die von außerhalb des ZNS herkommen und in der Marksubstanz dieses Ganglions das Gebiet des sensorischen Neuropils bilden (S. 29). Den verbleibenden mittleren Raum des Konnektives nimmt ein großes Bündel von Fasern verschiedener Dicke ein (BGNP), die wahrscheinlich das Grundneuropil des Mesothorakalganglions mit dem des Prothorakalganglions verbinden.

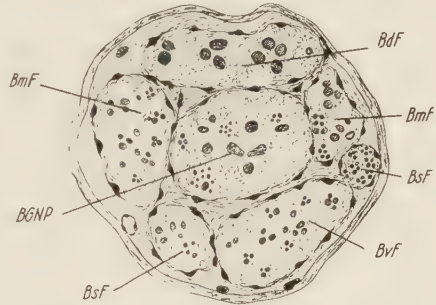


Abb. 28. Transversalschnitt durch das mesothorakale Vorderkonnektiv (Fasern stärker vergrößert).

4. Entwicklung

Die Untersuchungen von ROONWAL (1937) über die embryonale Entwicklung der Ganglienketten von *Locusta* waren eine wertvolle Voraussetzung für das Studium ihrer weiteren Entwicklung in postembryonalen Stadien. Nach ROONWAL besitzt der Embryo von *Locusta* beim Erreichen des Blastokinesisstadiums (Segmentierung) 17 paarige Ganglien, die in den entsprechenden Segmenten vom Mandibular- bis zum letzten (11.) Abdominalsegment liegen. Die Quer- und Längsfortsätze der Ganglienzellen bilden segmentale Kommissuren und intersegmentale Konnektive; dadurch entsteht ein Strickleitersystem. Die von ROONWAL beobachteten Änderungen im embryonalen Strickleitersystem von der Blastokinesis bis zum Schlüpfen kann man folgendermaßen zusammenfassen: 1. Zwei Tage nach der Blastokinesis verkürzen sich die segmentalen Kommissuren schnell; infolgedessen verlieren die Ganglien ihre paarige Natur; 2. die intersegmentalen Konnektive verlängern sich an manchen Stellen und verkürzen sich an anderen, so daß die Ganglien ihre Segmentalanordnung nicht mehr behalten; 3. die vordersten 3 Ganglien (Mandibular-, Maxillar- und Labialganglien) verschmelzen miteinander zum Unterschlundganglion; 4. die ersten 3 Abdominalganglien erreichen das Metathorakalsegment und verschmelzen mit dem dortigen Ganglion zum sogenannten Tetrakiganglion (4teiligen Thorakalganglion; Metathorakalganglion der Imago); 5. die hintersten 4 Ganglien verschmelzen miteinander zu einem Komplexganglion, das im 8. Abdominalsegment liegt.

Das Studium der postembryonalen Entwicklung der Ganglienkette von *Locusta* zeigt jedoch, daß, während Unterschlund- und 8. Abdominalganglion ihre komplexe Natur bereits bei der Prolarve erhalten haben, das Metathorakalganglion bis ziemlich spät nach dem Schlüpfen aus dem Ei in einer mehr oder weniger embryonalen Gestalt bleibt (S. 17) — Das prolarvale Metathorakalganglion (Abb. 29) besteht aus 4 Ganglienpaaren mit ihren eigenen Ganglienzellengruppen und Neuropilmassen. Die vordere Seitengruppe des embryonalen Metathorakalganglions liegt, wie bei der Imago, zwischen dem Vorderkonnektiv (KnThor 2) und dem Stammnerven (NCutMu 3); sie enthält auch die Riesenzellen (t) an der Basis des Stammnerven. Von den abdominalen Seitengruppen ist nur die erste mit der hinteren metathorakalen zur Komplexgruppe (Zellen u, v) vereinigt. Die zu den 2. und 3. Abdominalganglien gehörigen Seitengruppen (Zellen w bzw. x) sind jedoch bei der Prolarve von der metathorakalen und voneinander noch ganz getrennt. Während bei den Pro- und Mesothorakalganglien nur die hintere Mediengruppe vorhanden ist (r, Abb. 26a), besitzt das Metathorakalganglion noch eine vordere (Zellen s). Die hintere Mediengruppe (Zellen y) liegt zwischen den abdominalen Konnektiven (KnAbd 1) wie bei der Imago (Abb. 27). Die Herkunft der beiden Mediengruppen des prolarvalen Metathorakalganglions ist noch ungeklärt.

In der Marksubstanz des prolarvalen Metathorakalganglions zeichnen sich auf jeder Seite 4 Neuropilmassen deutlich ab, sie stellen mit großer Sicherheit die Grund-

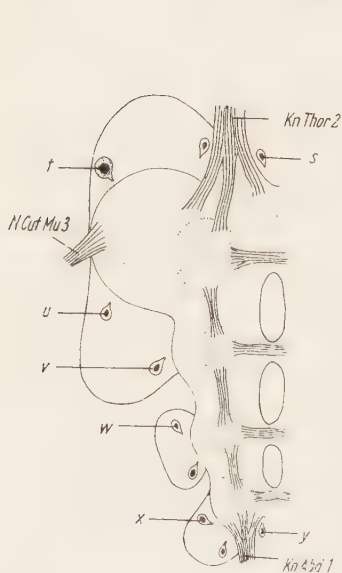


Abb. 29.

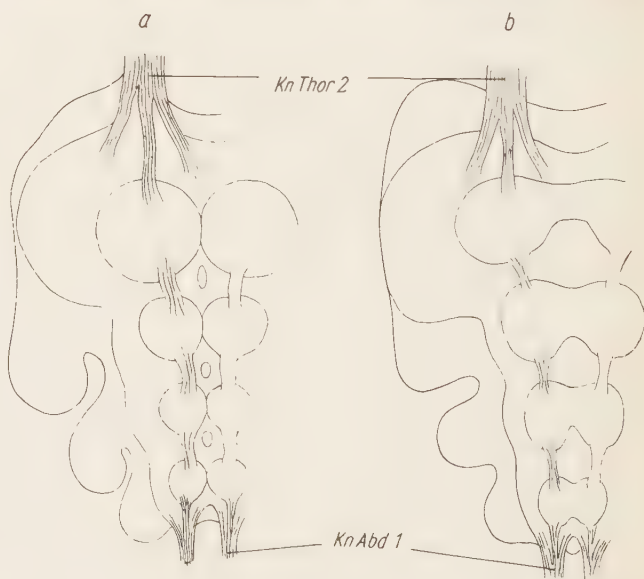


Abb. 30.

Abb. 29. Prolarve; Metathorakalganglion; Horizontalschnitt (kombiniert, etwas schematisiert); Ganglienzellen nur teilweise eingezeichnet.

Abb. 30. Verschiedene Entwicklungsstadien des Metathorakalganglions (schematisch); a = 1., b = 2. Stadium (horizontal); Ganglienzellen nicht eingezeichnet.

neuropile des embryonalen Metathorakalganglions und der 1.—3. Abdominalganglien dar. Die embryonalen Konnektive und Kommissuren, welche die aufeinanderfolgenden bzw. die gegenseitigen Grundneuropile verbinden, sind bei der Prolarve noch deutlich (Abb. 29). Da auch die abdominalen Ganglienzellengruppen auf jeder Seite voneinander noch ganz getrennt sind, so kann man das prolarvale Metathorakalganglion als einen Abschnitt des embryonalen Strickleitersystems betrachten, in dem sich mehrere Ganglienpaare stark einander nähern. Die Vereinigung dieser Ganglienpaare findet nach dem prolarvalen Stadium allmählich statt.

Die Entwicklung des komplexen Metathorakalganglions der Imago aus dem prolarvalen wird hauptsächlich durch die Verkürzung der segmentalen Kommissur- und intersegmentalen Konnektivfasern vollendet. Die Verkürzung der Kommissurfasern geht der der Konnektivfasern voraus; so liegen im 1. Stadium (Abb. 30a) die Grundneuropile jedes Ganglionpaares nebeneinander. Infolgedessen (und auch durch Wachstum der Marksubstanz) werden die intersegmentalen Zwischenräume des embryonalen Strickleitersystems zu 3 kleinen Löchern reduziert. Gleichzeitig nähern sich die Ganglienzellengruppen auf jeder Seite (wahrscheinlich auch durch Wachstum) einander und werden gemeinsam von einer Hülle umkleidet. Im 2. Stadium (Abb. 30b) verschmelzen die Grundneuropile jedes Ganglienpaares zu einer 2-lappigen Masse, wobei die Zwischenräume (die interganglionären Löcher) verschlossen werden. Im 3. Stadium nähern sich die aufeinanderfolgenden Grundneuropilmassen jeder Seite durch die Verkürzung der Konnektivfasern; im 4. Stadium vereinigt sich das 1. abdominale Grundneuropil mit dem metathorakalen zu einer Komplexmasse, womit das Metathorakalganglion seine komplexe Endgestalt erhält (Abb. 27).

Während die Konnektive des embryonalen Strickleitersystems mehrere Faserbündel wie bei der Imago (Abb. 28) erkennen lassen, bleibt das Schicksal der Kommissurfasern noch unbekannt. Ob letztere im Grundneuropil nach dessen Wachstum enthalten sind oder ob sie an der Bildung anderer Neuropilgebiete teilnehmen, kann nur die Untersuchung der einzelnen Nervelemente zeigen.

Diskussion

Durch das Studium der postembryonalen Entwicklung des ZNS von *Locusta* werden einige interessante Probleme zur Diskussion gestellt. Während die Sehmassen bei der Prolarve gut ausgebildet sind, bleiben die Antennalgglomeruli mehr oder weniger unfertig bis zum 2. Stadium; erst in diesem Stadium werden sie in Gruppen geordnet und der sensorische Antennennerv läßt sich deutlich erkennen. Daher ist zu erwarten, daß die Augen ihre Funktion früher ausüben als die Antennen. Man nimmt bekanntlich an, daß die Antennalgglomeruli bei Insekten ein Zentrum des Geruchssinnes bilden (JAWLOWSKI 1948). Ob die Sinnesorgane der Antennen von *Locusta* vor dem Erreichen des 2. Stadiums funktionieren oder nicht, das bedarf noch der Bestätigung durch das Experiment.

Bei der Imago wurde ein Sexualdimorphismus im Antennalganglion festgestellt (eine zusätzliche Anhäufung von Antennalgglomeruli beim Männchen). Etwas Ähnliches ist bei *Periplaneta* und *Apis* (JAWLOWSKI 1948) und bei *Lasiocampa* (BRETSCHEIDER 1924) bekannt. Nach den beiden Autoren besteht bei diesen Insekten eine Beziehung zwischen der Art der Ausbildung der Antennalgglomeruli und dem Sexualverhalten (etwa Duftabsonderung des Weibchens). Erst genaue Untersuchungen über das Sexualverhalten von *Locusta* können klären, inwieweit die zusätzliche Anhäufung von Antennalgglomeruli beim Männchen für die Aufnahme von Sexualreizen des Weibchens dient.

Das komplexe Metathorakalganglion erscheint von besonderer Bedeutung; von ihm entspringen die zu den ersten 3 Abdominalsegmenten gehörenden Nerven, von denen der 1. Tergalnerv auch das für Feldheuschrecken kennzeichnende Tympanalorgan versorgt. Die Entwicklung des metathorakalen Komplexganglions — es erreicht erst im 4. Stadium den Imaginalzustand — zeigt, daß das 1. embryonale Abdominalganglion in allen Stadien in engerem Zusammenhang mit dem embryonalen Metathorakalganglion steht als das 2. und 3. Abdominalganglion. Vielleicht hängt das mit der Lage der Tympanalorgane bei den Acrididae zusammen.

Merkwürdig ist die Art der Nervenversorgung der Flugmuskeln. Während die indirekten Flugmuskeln (WIESEND 1957) von reinen Muskelnerven versorgt werden, die aus dem entsprechenden Ganglion kommen, erhalten die direkten Flugmuskeln jedes Flügels ihre Nervenversorgung vom 3. Stadium ab von 2 verschiedenen Ganglien (die Muskeln des Vorderflügels durch NEI und Nel aus den Pro- und Mesothorakalganglien, die Muskeln des Hinterflügels durch NEI und Nfl aus den Meso- und Metathorakalganglien, Abb. 4). In diesem Stadium ergibt sich die Möglichkeit zur Zusammenarbeit zwischen den an der Innervation der direkten Flugmuskeln jeweils beteiligten beiden Ganglien. Bei alten wie bei jungen Tieren sind die 3 Äste jedes Thorakalmuskelnerven vorhanden. Ob die von WIESEND (1957) erwähnte Einschmelzung der vom mesothorakalen Muskelnerven versorgten Muskeln auf einer vorausgehenden Rückbildung dieses Nerven beruht oder nicht, bleibt zu klären. Die Nervenversorgung der einzelnen Thorakalmuskeln bedarf noch genauerer Untersuchung.

Die Innervation der Anhänge des hintersten Körperbereiches (Genitalien und Paraprocte) unterstützt die Ansichten früherer Autoren über den Ursprung dieser Anhänge bei den Orthopteren. Die Genitalien beider Geschlechter werden in allen Stadien von Sternalnerven versorgt. Ursprung und Zeitpunkt des Auftretens dieser Nerven bestätigt die Ansichten von SNODGRASS (1935) und QADRI (1940), nach denen die Ventralvalven Anhänge des 8., die Dorsalvalven, inneren Valven und Aedeagus Anhänge des 9. Sternits sind. Die Paraprocte werden auf jeder Seite vom ventralen Zweig des hintersten Abdominalnerven versorgt; das steht in Übereinstimmung mit den von ELSE (1934) gefundenen Ergebnissen, nach denen diese Organe das abgewandelte letzte (11.) Abdominalsternit darstellen.

Zusammenfassung

Untersucht wurden: Der anatomische und histologische Bau des ZNS von *Locusta migratoria migratorioides*, die Nervenversorgung der Körpersegmente und -anhänge, die Entwicklung des ZNS von der Prolarve bis zur Imaginalhäutung. Die Hauptergebnisse sind:

1. Der Lobus opticus ist mit dem Protocerebrum durch einen Stiel verbunden; der motorische Antennennerv entspringt von der Hinterseite des Antennenlappens; es gibt ein 3. Paar von Springbeinnerven, welches das BRUNNERSche Organ auf beiden Hinterschenkeln versorgt (vgl. im übrigen ALBRECHT 1953).

2. Das Gehirn ist beim Weibchen in allen Stadien größer als beim Männchen; es wächst bei beiden Geschlechtern nach dem 4. Stadium schneller in die Breite als in die Länge.

3. Der 2-teilige Zentralkörper ist bereits bei der Prolarve vorhanden.

4. Die Corpora pedunculata besitzen je nur einen Becher und 3 Stielglomeruli, die in ihrer Gesamtheit erst im 2. Stadium auftreten.

5. Die 3 Sehmassen liegen völlig außerhalb des Gehirns und sind auch bei der Prolarve gut ausgebildet.

6. Die Antennalgglomeruli sind in etwa 15 Gruppen angeordnet, beim Männchen ist eine zusätzliche Anhäufung von Antennalgglomeruli vorhanden.

7. Der sensorische Antennennerv besitzt 2 Wurzeln und entsteht erst im 2. Stadium, in welchem sich die Anordnung der Antennalgglomeruli vollzieht.

8. Die Tritocerebralgglomeruli zeigen 2 Anhäufungen.

9. Die Seh- und Antennalkommissuren sind in allen Stadien zu erkennen. Eine Bahn zwischen Medulla interna und Antennalgglomeruli tritt erst im 1. Stadium, eine zwischen ihr und Tritocerebralgglomeruli im 2. Stadium auf.

10. Das Unterschlundganglion (die verschmolzenen embryonalen Mandibular-, Maxillar- und Labialganglien) zeigt seine komplexe Natur bereits bei der Prolarve; es nimmt während der Larvenstadien beträchtlich an Länge zu, während sein Breitenwachstum unbedeutend ist.

11. Die Innervation des Halses erfolgt bis zum 2. Stadium lediglich durch das Unterschlundganglion, von diesem Stadium ab nimmt das Prothorakalganglion an der Innervation teil.

12. Der histologische Bau der Einfachganglien (Mesothorakalganglion als Typus gewählt) und der zugehörigen Bauchmarkkonnektive ist ähnlich wie der, den ZAWARZIN (1924) für das 2. Thorakalganglion der *Aeschna*-Larven fand; bei *Locusta* fehlt aber eine vordere Mediengruppe von Ganglienzellen; die Zahl der Ganglienzellen im Mesothorakalganglion läßt sich auf mindestens etwa 75 Zellen schätzen.

13. Das komplexe Metathorakalganglion (4teiliges Tetrakiganglion des Embryo, ROONWAL 1937) bleibt bis zum 4. Stadium in einer mehr oder weniger embryonalen Form. In allen Stadien jedoch besitzt dieses Ganglion eine vordere Mediengruppe von Ganglienzellen.

14. Die Entwicklung der Flugmuskelnerven findet allmählich statt und wird im fortgeschrittenen 3. Stadium vollendet.

15. Der Nerv, der das BRUNNERSche Organ versorgt, scheint erst im 2. Stadium aufzutreten.

16. Das 8. Abdominalganglion (verschmolzene 14.—17. Ganglien des embryonalen Strickleitersystems) hat bereits bei der Prolarve seine komplexe Gestalt.

17. Vom 1. Stadium ab werden die Genitalteile beim Männchen vom 9. und beim Weibchen auch vom 8. Sternalnerven versorgt. Die Entwicklung der Genitalnerven ist beim Männchen im 3. und beim Weibchen im 4. Stadium vollendet.

Verzeichnis der Abkürzungen

a—y	= verschiedene Ganglienzellen	glant	= zusätzliche Anhäufung von Antennalgglomeruli
AntL	= Antennenlappen	GlTcb	= Tritocerebralgglomeruli
Au	= Komplexauge	GlZ	= } Globulizellen
BAOe	= Bahn zwischen Antennalgglomeruli und Unterschlundganglion	glZ	= }
BdF	= Bündel dorsaler Konnektivfasern	Gms	= Mesothorakalganglion
BGNP	= Bündel von Grundneuropilfasern	Gmt	= Metathorakalganglion
BmF	= Bündel motorischer Fasern	GNP	= Grundneuropil
BMT	= Bahn zwischen Medulla interna und Tritocerebralgglomeruli	GPr	= Prothorakalganglion
BsF	= Bündel sensorischer Fasern	GSOe	= Unterschlundganglion
BTOe	= Bahn zwischen Tritocerebralgglomeruli und Unterschlundganglion	GdF	= Gebiet der dorsalen Konnektivfasern
BvF	= Bündel ventraler Konnektivfasern	GvF	= Gebiet der ventralen Konnektivfasern
CA	= Corpus allatum	GvW	= Gebiet der ventralen Wurzeln
CCa	= Corpus cardiacum	KmAnt	= Antennalkommissur
Cer	= Cercus	KmD	= Dorsalkommissur des Pedunculus
CHext	= äußeres Chiasma im Sehlappen	KmOpt	= Sehkommissur
CHint	= inneres Chiasma im Sehlappen	KmPOes	= Postösophagealkommissur
CI	= Cornu internum des Pedunculus	KmV	= Ventralkommissur des Pedunculus
DCb	= Deutocerebrum	KnAbd	= Abdominalkonnektiv
DEj	= Ductus ejaculatorius	KnCa	= Cardiacalkonnektiv
FiA	= Fasern des inneren Apparates	KnCerv	= Cervicalkonnektiv
FU	= Furca	KnFr	= Frontalkonnektiv
GAbd	= Abdominalganglion	KnM	= Mediankonnektiv
GdF	= Gebiet der dorsalen Konnektivfasern	KnSchl	= Schlundkonnektiv
GdW	= Gebiet der dorsalen Wurzeln	KnThor	= Thorakalkonnektiv
GFr	= Frontalganglion	KnVisc	= Visceralkonnektiv
GHyCb	= Hypocerebralganglion	Knx	= larvale metathorakales Konnektiv
GIAnt	= Antennalgglomeruli	LG	= Lamina ganglionaris
		LOpt	= Lobus opticus
		Mext	= Medulla externa
		Mint	= Medulla interna

MTymp	= Tympanalmembran	NTg	= Tegumentalnerv des Kopfes
NAnt	= Antennennerv	NVisc	= Visceralnerv
NB	= Beinerv	Oes	= Ösophagus
NB3	= Springbeinnerv	OR	= Occipitalring
NCer	= Cercusnerv	OVD	= obere Ovipositorvalve
NCerPpr	= Cercus-Paraproctnerv	OVI	= innere Ovipositorvalve
NCerv	= Cervicalnerv	OVV	= untere Ovipositorvalve
NCervPr	= prothorakaler Cervicalnerv	PCb	= Protocerebrum
NCut	= Hautnerv	PCbBr	= Protocerebralbrücke
Ncut	= Zweig von NCut	PCbL	= Protocerebrallappen
NCutMu	= Hautmuskelnerv	Ped	= Pedunculus
NEj	= Nerv zum Ductus ejaculatorius	PI	= Pars intercerebralis im Protocerebrum
NEl	= Hauptelytrennerg	Ppr	= Paraproct
Nel	= Nebenelytrennerg	Rect	= Rectum
NFl	= Hauptflügelnnerv	RStl	= rückläufiger Stil
Nfl	= Nebenflügelnnerv	SpD	= Speicheldrüse
NHyp	= Hypopharyngealnerv	Spth	= Spermatheca
NLb	= Labialnerv	StAbd	= Abdominalsternum
NLbr	= Labralnerv	Stg	= Stigma
NLbrFr	= Labrofrontalnerv	StGl	= Stielglomeruli
NMd	= Mandibularnerv	Stl	= Stiel
NMu	= Muskelnerv	TCb	= Tritocerebrum
Nmu	= Zweig von NMu	Tent	= Tentorium
NMx	= Maxillarnerv	TrAnt	= Antennaltractus
NOc	= Ocellarnerv	trant 1, 2	= Bahnen von TrAnt
NOpt	= Nervus opticus	TrOptGl	= Tractus opticoglobularis
NP	= Neuropil	UStl	= Unterstiel
NPpr	= Paraproctnerv	x	= Kreuzung zwischen Antennaltractus und Tractus opticoglobularis
NRec	= Nervus recurrens	ZK	= Zentralkörper oberer Teil
NRect	= Rectalnerv	zk	= Zentralkörper unterer Teil
NSp	= Speicheldrüsenerv		
NStern	= Sternalnerv		
NTerg	= Tergalnerv		

Literatur

- ALBRECHT, F. O., The Anatomy of the migratory Locust. London 1953.
- BEIER, M. (1928), Vergleichende Untersuchungen über das Zentralnervensystem der Coleopterenlarven. Z. wiss. Zool. **130**, 174—250.
- BÖTTGER, O. (1910), Das Gehirn eines niederen Insektes (*Lepisma saccharina*). Jen. Z. Naturwiss. **46**, 801—844.
- BRANDT, E. (1879), Über die Metamorphose des Nervensystems der Insekten. Horae Soc. Ent. Ross. **15**, 20—30.
- (1879), Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren, Coleopteren, Lepidopteren und Dipteren. Horae Soc. Ent. Ross. **15**, 31—101.
- BRETSCHNEIDER, F. (1913), Der Zentralkörper und die pilzförmigen Körper im Gehirn der Insekten. Zool. Anz. **41**, 560—569.
- (1914), Über die Gehirne der Küchenschabe (*Periplaneta orientalis*) und des Mehlkäfers (*Tenebrio molitor*). Jen. Z. Naturwiss. **52**, 269—362.
- (1915), Neuere Untersuchungen über das Gehirn der Insekten. Naturwiss. Wochenschr. **14**, 17—24.
- (1924), Über die Gehirne des Eichenspinners (*Lasiocampa quercus*) und des Seidenspinners (*Bombyx mori*). Jen. Z. Naturwiss. **60**, 563—578.
- BRUN, R. (1923), Vergleichende Untersuchungen über Insektengehirne mit besonderer Berücksichtigung der pilzförmigen Körper. Schweiz. Arch. Neurol. Psychiat. **13**, 144—172.
- (1926), Zur vergleichenden Anatomie des Insektengehirns. Verhandl. 3. intern. entom. Kongr., 417—432.
- CAJAL, S. R. (1909), Nota sobre la estructura de la retina de la mosca (*M. vomitoria*). Trabajos del Laboratorio de Investigaciones Biologicas de la Univ. Madrid, **7**, No. 8, 217—257.

- DIRSH, V. M. (1950), A practical table of the determination of sexes of nymphs of *Locusta migratoria*, Proc. R. ent. Soc. London **19**, 136—138.
- ELSE, F. L. (1934), The developmental anatomy of male Genitalia in Grasshoppers. J. Morphol. **55**, 577—609.
- ESCHERICH, K. (1902), Zur Entwicklung des Nervensystems der Muscidae. Z. wiss. Zool. **71**, 525—549.
- FLÖGEL, J. H. (1878), Über den einheitlichen Bau des Gehirns in verschiedenen Insektenordnungen. Z. wiss. Zool. **30**, 556—592.
- FORTUYN, D., Vergleichende Anatomie des Nervensystems. Bd. 1. Haarlem 1920.
- HALLER, B. (1907), Über die Ocellen von *Periplaneta orientalis*. Zool. Anz. **31**, 255—262.
- (1910), Über das Bauchmark der Insekten. Jen. Z. Naturwiss. **46**, 591—632.
- HANSTRÖM, B. (1925), Comparison between the brain of the newly hatched larva and the imago of *Pieris brassicae*. Entomol. Tidsk. (Stockholm) **46**, 43—53.
- Vergleichende Anatomie des Nervensystems wirbelloser Tiere. Berlin 1928.
- (1940), Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. Kungl. Svenska Vet.-Akad. (Serie 3) **18**, 1—265.
- HILLTONS, W. A. (1911), Some remarks on the motor and sensory tracts of insects. J. Comp. Neurol. **21**, 383—391.
- HOLSTE, G. (1910), Das Nervensystem von *Dytiscus marginalis*. Z. wiss. Zool. **96**, 419—476.
- (1923), Das Gehirn von *Dytiscus marginalis*. Z. wiss. Zool. **120**, 251—280.
- HUBER, F. (1955), Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen von *Gryllus campestris*. Z. Tierpsychol. **12**, 12—48.
- JAWLOWSKI, H. (1948), Studies on the insects brain. Ann. Uni. Mariae-Curie Lublin (Sec. C) **3**, 1—30.
- (1954), Über die Struktur des Gehirns bei Saltatoria. Ann. Uni. Mariae-Curie Lublin (Sec. C) **8**, 403—423.
- KENYON, F. G. (1897), The optic lobes of the bee's brain. The American Naturalist **31a**, 369—376.
- KORSCHULT, E., Der Gelbrand *Dytiscus marginalis*. Bd. 1. Leipzig 1923.
- KÜHNLE, K. F. (1913), Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn, die Kopfnerven und -drüsen von *Forficula auricularia*. Jen. Z. Naturwiss. **50**, 147—276.
- QADRI, M. (1940), On the development of genitalia and their ducts of Orthopteroid insects. Trans. R. entom. Soc. London **90**, 121—175.
- ROONWAL, M. L. (1937), Studies on the embryology of *Loc. migr. migratorioides*. II. Organogeny. Phil. Trans. (B) R. Soc. London **227**, 175—244.
- SNODGRASS, R. E., Principles of Insect-morphology. New York 1935.
- (1935), The abdominal mechanism of a grasshopper. Smiths. misc. Coll. **94**, 1—86.
- UVAROV, B. P., Locusts and Grasshoppers. London 1928.
- (1948), Recent advances in Acridiology. Trans. R. entom. Soc. London **99**, 1—75.
- a. SLIFER, E. H. (1938), Brunner's organ; a structure found on the jumping leg of grasshoppers. Proc. R. entom. Soc. London **13** (A), 111—115.
- WIESEND, P. (1957), Die postembryonale Entwicklung der Thorakalmuskulatur bei einigen Feldheuschrecken mit besonderer Berücksichtigung der Flugmuskeln. Z. Morphol. Ökol. **46**, 529—570.
- ZAWARZIN, A. (1924), Histologische Studien der Insekten: VI. Zur Morphologie der Nervenzentren; das Bauchmark der Insekten. Z. wiss. Zool. **122**, 323—424.

Anschrift des Verfassers: Dr. AFIFY MAHMOUD AFIFY, University of Cairo, Dep. of Entom., Giza — Egypt.

Lebenslauf

In einem kleinen Dorf des ägyptischen Gebietes Mumufyye wurde ich am 7. Januar 1926 als Sohn des ägyptischen Landwirts MAHMOUD AFIFY und seiner Ehefrau SEDDIQA HUSSEIN geboren. Mein Vater bemühte sich, mich möglichst früh zur Schule zu schicken. Mit 16½ Jahren bestand ich die Reifeprüfung im naturwissenschaftlichen Zweig einer Oberschule in Kairo.

Im Oktober 1942 begann ich mein Studium in der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Kairo, wo ich Zoologie, Botanik und Chemie 8 Semester studierte. Im Mai 1948 wurde mir der B. Sc.-Grad in Chemie und Zoologie verliehen. Seitdem arbeite ich als Assistent in der Entomologieabteilung dieser Fakultät.

Im Jahre 1951 ging ich die Ehe mit Frl. IHSAN GHASIB ein. Meine Frau, eine junge ägyptische Naturwissenschaftlerin, ermutigte mich, eine wissenschaftliche Arbeit zu beginnen. So habe ich meine Magisterarbeit im Fach Entomologie in Kairo durchführen können, die ich im November 1954 beendete. Diese Arbeit wurde in Bull. Soc. Entom. Egypte, XL, 1956 veröffentlicht; dadurch wurde ich zum Mitglied dieser Gesellschaft ernannt.

Da ich die akademische Laufbahn erstrebe und in Kontakt mit anderen Fachwissenschaftlern kommen soll, bin ich auf die Idee gekommen, eine Doktor-Arbeit in Deutschland zu übernehmen. Im Januar 1956 kam ich nach München. In 4 Monaten konnte ich genügende Kenntnisse in der deutschen Sprache sammeln und diese Arbeit im Zoologischen Institut beginnen.

Das Leben in Deutschland und besonders in München hat mir im allgemeinen sehr gut gefallen, wenn mir als Südländer auch das Klima, besonders im Winter, häufig Schwierigkeiten machte. Binnen 2½ Jahren habe ich diese Arbeit zu Ende geführt; ein 15monatiges Humboldt-Stipendium hat zum Gelingen der Arbeit beigetragen. Durch das Zoologische Institut und die Entomologische Gesellschaft in München kam ich in Kontakt mit anderen Fachwissenschaftlern. Meine Ziele habe ich also zum großen Teil verwirklichen können, das ist die Hauptsache.

Diese Arbeit habe ich im Gedanken an mein kleines 3jähriges Töchterchen, das ich nur im Bild oder im Traum anschauen konnte, geschrieben. Ich hoffe, daß es mir gelingt, meine Tochter so gut zu erziehen, wie mich auch mein im Oktober 1957 gestorbener Vater zum Leben erzogen hat.

